ENZYMELEKTROPHORETISCHE UNTERSUCHUNG ZUR GENETISCHEN POPULATIONSSTRUKTUR UND GEOGRAPHISCHEN VARIATION IM *ZYGAENA-TRANSALPINA*-SUPERSPEZIES-KOMPLEX (INSECTA, LEPIDOPTERA, ZYGAENIDAE)

von

AXEL HILLE

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 37
1995

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner zoologischen Beiträgen" zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten sind an die Schriftleitung zu richten; Bestellungen und Tauschangebote bitte an die Bibliothek des Instituts.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner zoologische Beiträge".

Correspondence concerning manuscripts for publication should be addressed to the editor. Purchase orders and requests for exchange please address to the library of the institute.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Muséum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner zoologische Beiträge".

Toute correspondance concernante des manuscrits pour cette série doit être adressée à l'éditeur. Commandes et demandes pour échanges adresser à la bibliothèque de l'institut, s. v. p.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 37, 1995
Preis: 56,– DM
Schriftleitung/Editor: G. Rheinwald

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150–164, D-53113 Bonn, Germany
Druck: Bonner Universitäts-Buchdruckerei, 53113 Bonn
ISBN 3-925382-40-2
ISSN 0302-671 X

ENZYMELEKTROPHORETISCHE UNTERSUCHUNG ZUR GENETISCHEN POPULATIONSSTRUKTUR UND GEOGRAPHISCHEN VARIATION IM *ZYGAENA-TRANSALPINA*-SUPERSPEZIES-KOMPLEX (INSECTA, LEPIDOPTERA, ZYGAENIDAE)

von

AXEL HILLE

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 37
1995

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

Die Deutsche Bibliothek – CIP-Einheitsaufnahme

Hille, Axel:
Enzymelektrophoretische Untersuchung zur genetischen Populationsstruktur und geographischen Variation im Zygaena-transalpina-Superspezies-Komplex (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae) / von Axel Hille. Hrsg.: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn. –
Bonn : Zoologisches Forschungsinst. und Museum Alexander Koenig, 1994
(Bonner zoologische Monographien ; Nr. 37)
ISBN 3-925382-40-2
NE: GT

Diese Untersuchungen wurden mit der finanziellen Unterstützung des Landes Nordrhein-Westfalen durchgeführt.

INHALT

Seite

Summary 7

Zusammenfassung 10

Einleitung 13
- Das Untersuchungsobjekt 14
- Fragestellung 21

Danksagungen 22

Material und Methoden 24
- Die Fundorte 24
- Biochemische Methoden 26
  - Zur Anwendung der Enzymelektrophorese in populationsgenetischen Studien 26
- Statistische Methoden der Populationsgenetik und der geographischen Variationsanalyse (GVA) 30
  - Die quantitative Beschreibung der Population mit Basisparametern der Populationsgenetik 31
    - Genotypische und genische Beschreibung einer Population und das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (HWG) 31
    - Schätzmaße der genetischen Variabilität von Populationen 34
      - Genetischer Polymorphismus 34
      - Die durchschnittliche Heterozygotie bzw. Gendiversität H . . 35
    - Statistische Bemerkungen zum Schätzmaß „Heterozygotie" und Signifikanztests 38
    - Anwendung des Schätzmaßes „Heterozygotie" zur Bewertung geographischer Kontaktzonen 38
  - Die statistischen Analysetechniken zur Beschreibung der genetischen Populationsstruktur unterschiedlicher Komplexitätsstufen . 39
    - Einführung 39
    - Taxonomische Gliederung räumlich-geographisch und genetisch strukturierter Populationen 41
    - Theorie der genetischen Struktur von Populationen (F-Statistik) 41
      - Definition der F-Koeffizienten 42
      - Berechnung der F-Koeffizienten 43
      - Notierungen und Benennungen der verschiedenen F-Koeffizienten 46
    - Konkurrierende Modelle zur genetischen Populationsstruktur . . 46
      - Die hierarchische F-Statistik in der Anwendung auf taxonomische Fragen 47
      - Interpretation der „Inzuchtkoeffizienten" F_{IS} und F_{IT} 50
      - Der F_{IS}-Koeffizient 51
      - Der F_{IT}-Koeffizient 52
      - Statistische Verläßlichkeit der F-Werte 52
    - Beschreibung der in der vorliegenden Untersuchung angewandten Methoden zur F-Statistik 52

Genetische Abstände und fortgeschrittene numerisch-phänetische Methoden 56
Rogers' und Nei's genetische Abstände und ihre Varianzen 56
UPGMA-Clustermethode zur hierarchischen Umsetzung genetischer Abstände und Abschätzung der Varianz der Astlängen im Phänogramm 59
Nei's genetischer Abstand und Genfluß 60
Multidimensionale Skalierung (MDS) 61
Populationsgenetische Methoden zur indirekten Messung des Genflusses 62
Genfluß neutraler Allele im Insel-Modell nach Wright (1978) . . 63
„Private-allele-regression" nach Slatkin (1981, 1985a,b) 65
Schätzung der Genflußrate m_{max} mit Hilfe genetischer Abstände nach Nei (1975) 66
Angewandte Methoden zur populationsgenetischen Messung des Genflusses 67
Explorative räumlich-geographische Analyse der genetischen Variabilität mit Hilfe der Methode der räumlichen Autokorrelation: Muster und Prozesse 67
Analytische Methodik zur Bestimmung räumlicher Muster 71
Die Definition der räumlichen Nachbarschaft 72
Die Definition und Konstruktion des Gabriel-Graphen 73
Die Berechnung der räumlichen Autokorrelationskoeffizienten . 74
Räumliche Korrelogramme 77
Die Bonferroni-Methode 78
Die Interpretation räumlicher Korrelogramme 79
Gerichtete räumliche Korrelogramme (2D-Korrelogramme) . . . 79
Die Überprüfung der Populationsstruktur mit dem Mantel-Test 80
Populationsgenetische Modelle zur räumlichen Populationsstruktur 82
Einige methodische Bemerkungen zu der räumlichen Autokorrelationsanalyse 83
Beschreibung der hier angewandten Methoden 85
Ungerichtete räumliche Autokorrelation 85
Gerichtete räumliche Autokorrelation des *Z. transalpina*-Komplexes 88
Der Mantel-Test 90
Ergebnisse 94
Enzymelektrophorese 94
Allgemeine Bemerkungen zur genetischen Analyse der Populationsstruktur 94
Allgemeine Bemerkungen zur Darstellung der Ergebnisse der geographischen Variationsanalyse 96
Geographische Variationsanalyse der Populationen von *Z. angelicae* 97
Geographische Variationsanalyse der Populationen von *Z. hippocrepidis* 106

Geographische Variationsanalyse des *Z. transalpina*-Komplexes . . . 114
Ergebnisse des Mantel-Tests . . . 137
Diskussion . . . 140
Interpretation der Zymogramme . . . 140
Allelfrequenzen, Genotypenverteilungen und diagnostische Allele . . . 141
Die deskriptiven populationsgenetischen Parameterschätzungen . . . 142
Die mittlere beobachtete Heterozygotie $\hat{H}_o$ und die erwartete Heterozygotie $\hat{H}$ . . . 142
Die beobachtete Heterozygotie als Testgröße für Hybridisierungen zwischen Populationen . . . 143
Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht, die erwartete Heterozygotie und die F-Koeffizienten . . . 143
Ergebnisse und Interpretationen zur F-Statistik . . . 144
Die F-Koeffizienten . . . 144
Die F_{IS}-Werte . . . 144
Die F_{IT}(i)-Werte . . . 149
Die F_{ST}(i)-Werte . . . 149
Einfache F-Statistik . . . 150
Hierarchische F-Statistik . . . 151
Ausmaß des Genflusses . . . 153
Qualitative Darstellung des Ausmaßes des Genflusses (Slatkin-Darstellung) . . . 153
F-Statistik, das Insel-Modell und Genfluß . . . 153
Mittlere genetische Abstände, Migrationsraten und effektive Populationsgrößen . . . 155
Genetische Abstände und Clusteranalyse . . . 156
Populationstaxonomie . . . 156
Multidimensionale Skalierung . . . 158
Geographische Variationsanalyse mit Hilfe der räumlichen Autokorrelation . . . 160
Räumliche Autokorrelationsanalyse der Semispezies im *Z. transalpina*-Komplex . . . 165
Räumliche Autokorrelationsanalyse der Populationsstruktur von *Z. angelicae* . . . 165
Räumliche Autokorrelationsanalyse der Populationsstruktur von *Z. hippocrepidis* . . . 171
Gerichtete Autokorrelationsanalyse im *Z. transalpina*-Komplex und abschließende Bewertungen der geographischen Kontaktzonen in Mainfranken und auf der Altmühlalb . . . 173
Literatur . . . 180
Stichwortverzeichnis . . . 190
Anhang . . . 194

Erklärung

Folgende Behörden erteilten eine Genehmigung zum Sammeln der Schmetterlinge für die elektrophoretische Auswertung: Bundesrepublik Deutschland: die Regierung von Unterfranken, die Regierung von Oberfranken, die Regierung der Oberpfalz, die Regierung von Oberbayern, das Regierungspräsidium Stuttgart. Ausnahmegenehmigungen zum Fang der Tiere in der Slowakei erfolgte in Abstimmung mit Fachwissenschaftlern (Dr. Spatenka; Research Institute of Food Industry, 28911 Pecky). Die österreichischen und italienischen Populationen überließ mir dankenswerterweise Herr Professor Dr. Naumann.

SUMMARY

Biochemical analysis of the genetic population structure and geographic variation in a parapatric tension zone of *Zygaena transalpina* superspecies complex (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae).

This analysis attempts to combine standard quantitative analysis of genetic variation and population structure of the *Zygaena transalpina* superspecies complex with new statistical techniques, performing a geographic variation analysis. This so-called spatial autocorrelation analysis is the appropriate means to deal with the spatially subdivided populations of the *transalpina*-group.

The examination of the gene products of 29 coding loci, inferred from banding patterns of 24 allozyme systems scored by vertical starch gele electrophoresis in 36 population samples, resulted in measures for various population genetic parameters: Nei's genic heterozygosity within and among populations besides genetic distances between populations characterize the gene pool of the total. Cluster analysis and ordination methods help with taxonomic considerations about the populations. Wright's hierarchical F-statistics was used to analyse the genetic population structure based on genotypic and allele frequences. Spatial autocorrelation reveals geographic patterns in the data. Furthermore, spatial correlograms that depict autocorrelation as a function of geographic distance permit inferences from the patterns found to evolutionary processes. The Mantel test and its extensions are a special way to look at the underlying model of population structure (island-model, isolation-by-distance, stepping-stone).

Zygaena transalpina and related taxa form a western palearctic superspecies complex, comprising three morphologically distinct population groups, i.e. the semispecies *Zygaena transalpina* (Esper, 1780), *Z. angelicae* Ochsenheimer, 1808 and *Z. hippocrepidis* (Hübner, 1799), which are almost entirely allopatric. Along borders of secondary geographic contact between the semispecies several tension zones exist.

The analysis concentrates on the population genetics of two of the three semispecies: Populations of *Z. angelicae* and *Z. hippocrepidis* are analyzed in their core areas and along two regions of secondary contact in the south of Germany (Franconia and "Altmühlalb", Northern- and Central Bavaria). The investigation aims at estimating the amount of historical and actual gene flow to allow inferences to be made about reproductive isolation of certain groups of populations from others of the complex and to discuss their taxonomic status.

Populations of the three semispecies *Z. transalpina* (only two samples), *Z. angelicae* and *Z. hippocrepidis* having different levels of heterozygosity. *Z. angelicae* has higher values than *Z. hippocrepidis*, presumably an effect of on average greater effective population sizes of those populations that persisted in eastern refugia during glacial periods without undergoing severe bottlenecks.

UPGMA-clustering of genetic distances between the 36 population samples under study produces three significant main clusters, each representing one

semispecies. Within-cluster patristic distances show phenon levels attributable to conspecific populations, the between-cluster distances are those of semispecies and species levels. The cluster of *Z. hippocrepidis* populations is divided further into two distinct subclusters representing conventional subspecies. *Z. angelicae* does not comprise infraspecific genetic substructuring.

Dating the age of the three branches of the *transalpina* complex with the molecular clock based on genetic distances of allozyme data gives an estimate of 600.000 to 1.2 mio. years, this being evidence for the zoogeographical implications of an allo-parapatric mode of speciation in the *Z. transalpina* complex.

Multidimensional scaling of genetic distances reveals more details about the relationships between the populations than the hierarchy of the phenogram. Some samples, mainly those from the inner zone of geographical contact in Franconia and at the river Altmühl, get a position right between their reference populations from either *Z. angelicae* or *Z. hippocrepidis*. This fact has several reasons: A sample may contain some morphologically undistinguishable, but genetically divergent specimen of the other semispecies from the same location in a parapatric situation or from locations nearby. A fraction of individuals with hybrid character is also present, incorporating alleles from both genetic sources (F2- and further back-crosses). Summing up all alleles in a sample gives the somewhat intermediated allele frequencies of these samples.

Coefficients of inbreeding F_{is}, averaged over alleles per locus, indicate an overall deficiency of heterozygotes for all samples. For some enzyme loci (Mpi, Me, 6Pgdh) there is probably a lack of certainty in correct assignment of zymogram patterns to genotypes critical for heterozygotes. The on average througout high positive F_{is}-values, however, indicate a real biological phenomenon causing these findings. Observations on egg-laying behaviour with related *Z. trifolii*, dispersal-based measures of relative philopatry of *Z. transalpina* imagines, and the eco-physiological reaction of repetitive diapause stages of the larvae pose the populations to impacts of spatial and temporal substructuring (demes), best known as Wahlund-effects. Additionly, the recent island or patchy situation of many of the natural habitat ressources of *Zygaena* in a growing devastated environment and landscape with high turnover-rates of loss and extinction of habitats causes strong pressure on population dynamics and rates of inbreeding.

Evidence was found by means of the averaged F_{is}-value specifically for the sample Gambach, Franconia, that this, too, is a place of parapatry of *Z. angelicae* and *Z. hippocrepidis*, these two divergent populations having only a small amount of crossbreeding. Both populations are genetically differentiated to the species level and show discrete allochrony with slightly overlapping flight periods.

The values for Wright's fixation indices F_{ST} of genetic differentiation, used in a hierarchical analysis of population structure by means of "hierarchical F-statistics", and corresponding gene flow parameters N_em are balanced by migration of 1-2 individuals per generation in a metapopulation system, this

homogenizing force opposed by random genetic drift. The distribution of rare alleles (slatkin-plot) in the *transalpina* complex can be compared with species exchanging only weak amounts of genetic material among spatially subdivided populations. Gene flow across the zones of parapatry between *Z. angelicae* and *Z. hippocrepidis* seems to be neglectable, because there is no influence on the integrity of the semispecies gene pools.

Spatial autocorrelation analysis reveals various patterns of geographic variation in the ranges of the two semispecies, especially some kind of clinal variation in allele frequencies. *Z. hippocrepidis* within greater geographical regions expresses somewhat homogeneous allele frequency surfaces, because it tends to differentiate infraspecifically into subspecies, with *Z. angelicae* having no such tendency. Altogether, dissimilar patterns of allele frequencies were found which reflect undirected evolutionary processes producing them. The different allele frequency surfaces usually result in dissimilar correlograms. The most parsimonious explanation for an interpretation of these uncorrelated spatial patterns is to relate the differences in the genetic outfit of the populations to the dynamic of random extinction and recolonization from various directions and sources in the metapopulation system itself. The genetic coherence of spatial neighbours, having quite homogeneous allele frequencies, extends to an average distance of about 64 km, based on the spatial distribution of the population samples under study. The underlying model of population structure to be fitted to the data is best described as an "isolation-by-distance" model. The same result was also yielded with a Mantel simulation, comparing matrices of genetic distances to several geographical connectivity matrices which model various spatial arrangements of locations between samples.

Directed two-dimensional spatial autocorrelation clearly finds the demarkation line of the contact zone between the two semispecies in Franconia and in the "Altmühlalb". Spatial direction and expansion of geographical variation patterns can be detected. They include different kinds of allele frequency profiles produced by a transect through the contact zone, i.e. coincident and non-concordant stepped clines, micro- and macro-scale clinal variation with shallow gradients, variation with no recognizable pattern at all etc. The occurrence of stepped clines for diagnostic alleles Pgi-c, Mdh1-a, Acon1-b, Idh1-d, Me-b and 6Pgdh-c of *Z. angelicae* and for Pgi-f, Mdh2-d, Acon1-c, Acon2-f, Idh1-a, Me-a and 6Pgdh-b of *Z. hippocrepidis* is strong evidence for the existence of a parapatric tension zone that is assumed to be stabilized through the counterforces gene flow into the zone by migrants and selection against cross-fertilized hybrids. The position of the zone may be captured purely by genetic incompatibilities between contiguous divergent populations, whose coadapted gene complexes may cause hybrid unfitness whenever recombined as a mixture of both parental genomes. There is no trace of an interface of different ecological environments the parental populations are adapted to.

This model of a parapatric tension zone is considered adequate to the properties and the population dynamics of spatial contiguous populations of *Z. angelicae* and *Z. hippocrepidis* in Franconia and in the "Altmühlalb".

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit versucht, eine quantitative Analyse der genetischen Variabilität und Populationsstruktur mit einem neueren Konzept zur Untersuchung geographischer Musterbildung am Beispiel des *Zygaena transalpina*-Superspezieskomplexes zu kombinieren. Die explizite Berücksichtigung der räumlichen Verteilung der Populationen ist das besondere Kennzeichen der Autokorrelationsanalyse geographischer Differenzierungsmuster im Verbreitungsgebiet dieses Formenkreises.

Die Datenerhebung zur indirekten Schätzung der genetischen Variation erfolgt mit Hilfe vertikaler Stärkegelelektrophorese von Allozymen, deren Mobilitätsvarianten als Produkte von Allelen codierender Enzymloci gewertet werden. Insgesamt werden 24 Enzyme, denen 29 Genloci entsprechen, je Individuum aus 36 Populationsstichproben des *transalpina*-Komplexes elektrophoretisch aufgetrennt. Die genetische Variabilität einzelner Populationen wird durch das Maß „Gendiversität bzw. Heterozygotie" quantifiziert. Die genetische Differenzierung zwischen Populationen wird mit genetischen Abstandsmatrizen angegeben. Taxonomische Kategorisierungen werden mit Cluster- und Ordinationsmethoden vorgenommen. Mit der Anwendung der „F-Statistiken" nach S. Wright auf verschiedene Organisationsebenen der Populationen wird eine hierarchische Populationsstrukturanalyse durchgeführt, wobei sich die Subpopulationen und Populationsgruppen über die Varianzkomponenten der Allelfrequenzen charakterisieren lassen. Durch die Berechnung räumlicher Autokorrelationskoeffizienten lassen sich Differenzierungsmuster aus der geographischen Merkmalsvariation isolieren. Aus dem Zusammenhang zwischen der Verteilung von Merkmalen (hier: Allelfrequenzen von Allozymloci) und ihren räumlichen Musterbildungen lassen sich Hypothesen über das mögliche Kräfteverhältnis zwischen den bei der Mustererzeugung beteiligten Evolutionsfaktoren formulieren. Schließlich wird die Beziehung zwischen den genetischen Abständen der Populationen und ihren geographischen Entfernungen (Mantel-Regression) dazu benutzt, um die Anpassung an einfache Modelle zur genetischen Populationsstruktur (Isolation-durch-Entfernung-, Trittstein-Modell) zu überprüfen.

Das Untersuchungsobjekt, der *Z. transalpina*-Superspezies-Komplex, ist ein Formenkreis von drei weitgehend allopatrisch verbreiteten und morphologisch unterschiedlich differenzierten Populationsgruppen (Semispezies) eines tagfliegenden Schmetterlings, dessen Populationen bei sekundärem geographischen Kontakt parapatrische Spannungszonen ausbilden. Die Arbeit konzentriert sich auf die populationsgenetische Untersuchung von zwei der drei Semispezies, *Z. angelicae* Ochsenheimer, 1804 und *Z. hippocrepidis* (Hübner, 1799) in ihren jeweiligen Kernarealen und an zwei Abschnitten parapatrischen Kontaktes in Süddeutschland (Mainfranken, Altmühlalb). Im Vordergrund der Untersuchung der Kontaktzonen steht die Frage nach dem Ausmaß potentiellen historischen und rezenten Genflusses über die Kontaktzonen hinweg und nach der reproduktiven Isolation der beteiligten Populationen. Auf der Basis der Befunde wird zugleich eine Stellungnahme zum taxonomischen Status dieser Populationsgruppen abgegeben.

Die Populationsgruppen der drei Teilzweige *Z. transalpina* (nur zwei Populationen untersucht), *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* unterscheiden sich in ihren Heterozygotiegraden, *Z. angelicae* ist stärker polymorph als *Z. hippocrepidis*. Diese durchschnittlich höhere Gendiversität (im Sinne Nei's) bei *Z. angelicae* wird hier als direkte Folge der von Flaschenhalseffekten wahrscheinlich wenig beeinflußten *angelicae*-Populationen mit durchschnittlich höheren effektiven Populationsstärken in den „östlichen" Refugialräumen gewertet.

Die drei Teilzweige bilden klare, abgegrenzte Cluster im Phänogramm. Lediglich diese Hauptcluster sind signifikant; Unterschiede zwischen Populationen derselben Semispezies sind zu gering, als daß ihre genaue Stellung im Phänogramm von Bedeutung wäre. Die genetischen Abstände entsprechen denen konspezifischer Populationen. Dennoch zeichnen sich bei *Z. hippocrepidis* deutlich polytypische Populationsgruppen, die konventionellen Subspezies entsprechen, ab. *Z. angelicae* tritt genetisch einheitlicher in Erscheinung. Das Entstehungsalter der drei Teilzweige kann aufgrund der genetischen Abstände auf ca. 600 000 bis 1,2 Million Jahre geschätzt werden, und stützt damit die zoogeographische Interpretation der rezenten Verbreitung als Ergebnis eines allo-parapatrischen Speziationsprozesses.

Die Umsetzung genetischer Abstände in räumliche Lagebeziehungen (multidimensionale Skalierung) vermittelt ein gegenüber dem Populationsphänogramm leicht verschiedenes Bild. Bestimmte Populationen – es sind genau diejenigen der Kontaktzonen in Mainfranken und an der Altmühl – nehmen eine auffällige Mittellage zwischen den jeweiligen in geographischen Kontakt tretenden Populationsgruppen ein. Diese Lage darf man nicht voreilig ausschließlich als Zeichen ihres Hybridcharakters werten, da die Ordination auf den Allelfrequenzen beruht. Im Verbund mit den anderen Methoden (s.o) kann man resümieren, daß diese Populationsstichproben zwar an der Nahtstelle des genetischen Übergangszustandes liegen (s.u.), aber Hybridisierungen nur zu einen sehr geringen Anteil nachweisbar sind (Genotypenkombinationen von F2- und höheren Rückkreuzungen); vielmehr enthalten die Stichproben z.T. aus dem Nahbereich zugewanderte, genetisch divergente Tiere der jeweils anderen Semispezies, aber nur wenige Tiere mit im Genom inkorporierten Fremdallelen aufgrund historischer Introgression infolge expansiver und regressiver Arealverschiebungen von Populationen.

Die einfache „F-Statistik" auf Populationsebene deckt für alle untersuchten Populationen, ungeachtet ihrer systematischen Einordnung, bei der Masse der betrachteten Enzymloci einen relativen Überschuß homozygoter Individuen auf. Dieser Befund wird im Zusammenhang mit methodischen Unsicherheiten bei der Trennung bestimmter Enzyme diskutiert, kann aber bei *Z. transalpina* in erster Linie als reales biologisches Phänomen angesehen werden. Seine mögliche Erklärung findet es in der räumlichen und zeitlichen Inhomogenität der genetischen Zusammensetzung der Populationen in unterschiedliche Deme (Eiablageverhalten und Standorttreue der Weibchen), und möglicherweise bilden sich wegen der „fraktionierten Diapause" der Larven Adultgenerationen mit genetisch verschiedenen Individuen. Wahrscheinlich spielen Verinselungseffekte und Lebensraumverknappung über eine verän-

derte Populationsdynamik eine weitere entscheidende Rolle bei dem Anstieg der Inzuchteffekte.

Mit Hilfe der Inzuchtkoeffizienten F_{IS} konnten zwei wichtige Entdeckungen gemacht werden: An der Lokalität Gambach (Mainfranken), von der bisher nur die topotypische *Z. angelicae rhatisbonensis* f. loc. *carolimagni* beschrieben war, kommt auch die Semispezies *Z. hippocrepidis jurassica* ebenfalls an zwei Stellen mit ersterer syntop vor – verhält sich aber zu jener weitgehend allochron. Im Altmühltal fliegen die dortigen Populationen von *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* nacheinander auf demselben Trockenhang, ohne daß es zu einer (mit den genannten populationsgenetischen Methoden meßbaren) größeren genetischen Vermischung kommt. Die beteiligten Populationen verhalten sich wie „gute Arten". Teilweise erhalten die Populationen von nahe an den Kontaktzonen gelegenen Lokalitäten zufliegende Tiere aus Nachbarstandorten. Diese Befunde zusammengenommen verlangen die kritische Verwendung der Allelfrequenzen von Stichproben aus solchen Populationen als kennzeichnende populationsgenetische Maßzahlen.

Die Fixierungsindizes F_{ST} der hierarchischen F-Statistik als Gradmesser der genetischen Differenzierung zwischen den Populationen decken sich in ihrem Aussagegehalt mit den entsprechenden Werten für die genetischen Abstände. Ihre Beziehungen zum Genflußparameter N_em, dem Produkt aus effektiver Populationsgröße und der Migrationsrate, geben zu erkennen, daß die bestehende Differenzierung trotz des Austausches von genetischem Material zwischen den Populationen innerhalb jedes Teilzweiges durch die Migration von 1-2 Individuen pro Generation im Wechselspiel zwischen Gendrift und Genfluß aufrechterhalten bleibt. Die Verteilung der Allele in den Populationen entspricht bei qualitativer Betrachtung in etwa den Erwartungen bei Populationen mit schwachem bis mäßigem Genfluß untereinander (Slatkin-Darstellung). Dagegen scheint der Genfluß an den Kontaktzonen zwischen den Populationen von *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* unterbrochen zu sein, ein Ergebnis, das auch mit Hilfe der übrigen Methoden bestätigt wird.

Die Autokorrelationsanalyse konnte innerhalb des untersuchten Verbreitungsgebietes der beiden Semispezies verschiedene Differenzierungsmuster aufdecken, darunter vor allem klinale Variation der Allelfrequenzen. Da die Musterbildung unterschiedlich ist, und die ihnen zugrundeliegenden Topographien verschiedener Allelfrequenzen der Populationen im Raum wenig Übereinstimmungen zeigen, scheinen gerichtete Kräfte wie einheitliche oder graduelle Selektion und richtungsstabile Migrationsvorgänge als mögliche Ursachen für die Formung der Allelfrequenz-Oberflächen [allele frequency surfaces] auszuscheiden. Die sparsamste Erklärung für das Zustandekommen der räumlichen Muster bietet die Vorstellung, daß sich die wiederholenden Besiedlungs- und Extinktionsvorgänge von Populationen als Abbild der Dynamik von Entstehen und Verlöschen geeigneter Trockenstandorte darstellen. Somit kann eine Vielzahl unkorrelierter Raummuster entstehen, wobei die Populationen ab einer bestimmten Entfernung voneinander (im *transalpina*-Komplex ab ca. 64 km) beliebig unterschiedliche Allelfrequenzen zeigen können. Dieses als „Isolation-durch-Entfernung" von teilisolierten Populationen zu bezeichnende Ergebnis eines Anpassungstests an verschiedene getestete Modelle zur Populationsstruktur wird von der Mantel-Regression be-

stätigt. Die im Vergleich zu *Z. angelicae* etwas höhere Gleichförmigkeit der Allelfrequenzmuster bei *Z. hippocrepidis* beruht auf räumlichen Hierarchieeffekten durch ihre Differenzierung in verschiedene Subspezies.

Die gerichtete räumliche Autokorrelationsanalyse des *Z. transalpina*-Komplexes beschreibt den Richtungsverlauf der Kontaktzonen in Mainfranken und auf der Altmühlalb. Die genauen Richtungen und die räumlichen Ausdehnungen dieser geographischen Muster können zusammen mit den verschiedenen Allelfrequenzprofilen, die bei einem Transekt über die Kontaktzonen entstehen (koinzidierende, nicht-konkordante Stufenkline, eng- und weitläufige klinale Variation mit flachen und steilen Gradienten, unregelmäßige Profile etc.), angegeben werden. Das Vorherrschen der genannten Muster, insbesondere der Stufenkline der diagnostischen Allele für *Z. angelicae* (Pgi-c, Mdh2-a, Acon1-b, Idh1-d, Me-b und 6Pgd-c) und *Z. hippocrepidis* (Pgi-f, Mdh2-d, Acon1-c, Acon2-f, Idh1-a, Me-a und Pgd-b), wird auf die Ausbildung sogenannter parapatrischer Hybrid- bzw. Spannungszonen [tension zones] zurückgeführt, die sich aus einem genodynamischen Gleichgewicht aus Genfluß zwischen genetisch divergenten Populationen und Selektion gegen erzeugte Hybride ergeben. Ihre räumliche Position kann sich auch ohne ökologische Übergangssituationen an geographischen Kontaktbereichen zwischen Populationen mit unterschiedlichen „koadaptierten Genkomplexen" allein aufgrund genetischer Inkompatibilitäten erhalten. Dieses Modell wird aufgrund der vorgefundenen Allelfrequenz-Oberflächen und -profile für die untersuchten Kontaktbereiche zwischen *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* als adäquate Vorstellung vom evolutiven Wirkgefüge angesehen.

EINLEITUNG

Die Populationsgenetik bzw. Populationsphänetik gehört mit ihren vielfältigen Spezialisierungen zu den erfolgreichsten Forschungsgebieten der modernen „Synthetischen Evolutionstheorie". Schon sehr früh in diesem Jahrhundert ist die Gen- bzw. Phänogeographie als populationsgenetisch bzw. populationsphänetisch ausgerichtete Spezialdisziplin der Biogeographie vor allem von anglo-amerikanischen und russischen Evolutionsbiologen mit experimentellen und theoretischen Arbeiten etabliert worden (Dobzhansky 1970; Ford 1971; s. Übersicht bei: Timofeeff-Ressovsky et al. 1977). In Deutschland widmete de Lattin (1967) ihr in seinem klassischen Lehrbuch der Zoogeographie unter der Überschrift „Die geographische Verteilung von Erbstrukturen" ein eigenes zukunftsweisendes Kapitel. Aber erst in jüngerer Zeit gelang es durch die Entwicklung der Computertechniken und die Verfügbarkeit spezifischer statistischer Auswertungsprogramme, den gesamten Leistungsumfang quantitativer Ansätze für die kausale biogeographische, systematische und evolutionsbiologische Forschung zu nutzen.

Inhalt der Gengeographie ist die quantitative Untersuchung der genetischen Variabilität von Populationen in geographisch verschiedenen Teilen des Artareals und die Anwendung geeigneter statistischer Verfahren, welche eine Kategorisierung der Populationen und Populationsgruppen in intra- bzw. interspezifische Taxa zulassen und zum Ergebnis eine genaue Inventarisierung

der Merkmalsvariation dieser Taxa haben (Timofeeff-Ressovsky et al. 1977). Ein weiterführendes Ziel der gengeographischen Analyse bleibt es, aus der Verteilung der genetischen Variation statistisch signifikante Differenzierungsmuster zu isolieren, die sich von einer reinen Zufallsvariation unterscheiden (Sneath & Sokal 1973).

Geographische Differenzierungsmuster von Populationen und Arten sind vielfach die Ausgangspunkte für populationsbiologische Interpretationen; Zoogeographen versprechen sich von ihnen Hinweise auf die Besiedlungs- und Arealgeschichte, Systematiker und Evolutionsbiologen bekommen einen Überblick über die intraspezifische Gliederung und Abgrenzung zwischen unterschiedlich differenzierten Populationen, sowie über den Verlauf von Kontakt- und Übergangsbereichen, in denen verschiedene Phasen des Speziationsprozesses zu beobachten sind. Hinter den in den verschiedenen Disziplinen unterschiedlich formulierten Forschungsansätzen steht das gemeinsame Interesse, aus den biogeographischen Differenzierungsmustern Hypothesen über das Zusammenwirken verschiedener mikroevolutiver Faktoren abzuleiten. Der notwendige erste Schritt der Bestandsaufnahme geographischer Muster leitet über zu der mehrere Schritte umfassenden Kausalanalyse der relativen Kräfteverhältnisse zwischen den bei der Erzeugung dieser räumlichen Variationsmuster beteiligten Evolutionsfaktoren Selektion, Gendrift, Migration, Mutation und weiterer Faktoren, die mit der Organisation des genetischen Materials zusammenhängen.

Die vorliegende Arbeit stellt ein neuartiges quantitativ-statistisches Methodenkonzept zur geographischen Variationsanalyse von biochemischen Merkmalen (Allozymen) in Tierpopulationen vor, welches in dieser Form bisher kaum Anwendung in der entsprechenden populationsgenetischen Forschung im deutschsprachigen Raum gefunden hat. Infolgedessen sind für viele englische Fachausdrücke noch keine deutschen Übersetzungen verfügbar. Sie werden hier neu eingeführt, wobei die englischen Orginalbegriffe in eckigen Klammern nachgestellt sind.

Da mit dem hier verfolgten Ansatz gleichzeitig Aussagen zu taxonomischen, biogeographischen und populationsgenetischen Fragen möglich werden, soll seine ausführliche Darstellung auch dem Ziel dienen, der an aktuellen populationsgenetischen Anwendungen in diesen Bereichen interessierten Leserschaft einen komprimierten Überblick an die Hand zu geben.

Das Untersuchungsobjekt, der *Zygaena transalpina*-Superspezieskomplex (der Artenkreis der Hornklee-Widderchen), bietet das vielfältige und facettenreiche evolutionsbiologische Scenario, das nur sogenannte taxonomische Grenzfälle bieten können: deutliche intraspezifische morphologische und genetische Variabilität, ausgeprägte Populationsstruktur mit räumlichen Hierarchieeffekten und genodynamische Gleichgewichts- und Übergangszustände zwischen verschiedenen „koadaptierten Genkomplexen" in den Spannungszonen [tension zones] des geographischen Kontaktes.

Das Untersuchungsobjekt

Den derzeitigen Kenntnisstand zur Biologie der Arten des *Z. transalpina*-Komplexes hat Hille (1986) zusammengefaßt. Einige für die vorliegende Ar-

beit allgemein relevante Aspekte der Lebensweise der Zygaenidae werden jedoch an dieser Stelle vorangestellt.

Zygaenidae (Widderchen, Blutströpfchen) sind Bewohner vorwiegend halbtrockener, südwest-exponierter Hänge. Phylogenetische Beziehungen der Gattung *Zygaena* weisen auf eine Frühevolution der Gruppe im Himalaya-Raum und der Capensis (Naumann 1977, 1990). Die Verbreitung der Arten der Gattung *Zygaena* ist auf die Paläarktis beschränkt. Zumindest bei allen Arten mit einer Verbreitung im gemäßigt-kontinentalen Klimabereich konnte die Überwinterungsstrategie einer „repetitiven Larvaldiapause" als populationsökologische Anpassung an kritische Umweltbedingungen im Frühjahr und Herbst in den kalt-gemäßigten Zonen nördlicher Breiten beobachtet werden (Naumann 1990; Venema 1986; Wipking 1987). Das mögliche Nebeneinander verschiedener Entwicklungstypen und daher synchroner Adultgenerationen unterschiedlicher genetischer Abstammungen erschwert die zeitliche Eingrenzung des Populationsbegriffes. Allerdings übernehmen nach Wipking (1987) die univoltinen Individuen in Jahren mit günstigen Klimabedingungen den Aufbau hoher Populationsdichten im überwiegenden Teil der Populationen.

Der Lebensraum der Zygaenidae am Nordrand ihrer Verbreitung beschränkt sich meist auf Halb- bzw. Trockenrasenbiotope (Meso-oder Xerobrometen), mit Ausnahme der boreo-alpinen *Z. exulans*, die in Fennoskandien Tundrenhabitate und in den Hochlagen der Alpen alpine Matten besiedelt. Diese noch in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts auf Kalkuntergrund weit verbreiteten und wohl ausschließlich als anthropo-zoogene Ersatzgesellschaften der ursprünglichen Wälder (s. Albrecht & Letschert 1985) entstandenen Vegetationsformen sind heute durch den fortschreitenden Landschaftsverbrauch und die Aufgabe traditionell-extensiver landwirtschaftlicher Nutzungsmuster (z. B. Schafhutung) auf den Restflächen zunehmend verinselt (s. Hille & Naumann 1990). Die an diese Standorte ökologisch gebundenen thermo- und xerophilen Biogeozöonosen stellen sowohl aus pflanzensoziologischer wie auch aus faunistischer Sicht einen hohen Anteil bedrohter oder auf dem Rückzug begriffener Arten. Daher erhalten sie sowohl als Bioindikatoren im Rahmen des Arten-und Naturschutzes als auch bei der Beurteilung der populationsgenetischen und populationsökologischen Auswirkungen der Fragmentierung von Lebensräumen (s.a. neue Entwicklungen von Natur- und Artenschutzkonzepten bei Soulé 1986, Hanski & Gilpin 1991, Seitz & Loeschke 1991) einen besonderen Stellenwert.

Die Arbeitshypothese lautet: Der Superspezies-Komplex (Definition s. Mayr 1984) besteht aus drei Hauptzweigen, deren rezente Verbreitungsmuster (s. Abb.1) – weitgehend vikariierende Areale – sich aus unterschiedlicher, glazialer Separation herleiten lassen: Die Semi- bzw. Allospezies (Hille 1986) *Zygaena [transalpina] transalpina* (Esper, 1782) besiedelt Italien ohne Sizilien, den gesamten Alpenraum und erreicht über das Rheintal ihre nördlichste Arealgrenze in der Eifel an der Grenze zur Niederrheinischen Bucht; sie ist ein adriatomediterranes Faunenelement. Das atlantomediterrane Faunenelement *Z. [transalpina] hippocrepidis* (Hübner, 1799) besitzt ein Rezentareal, das sich vom nördlichen Spanien über Frankreich erstreckt und einen vom Verbreitungsschwerpunkt disjunkten Keil in die südliche Bundesrepublik

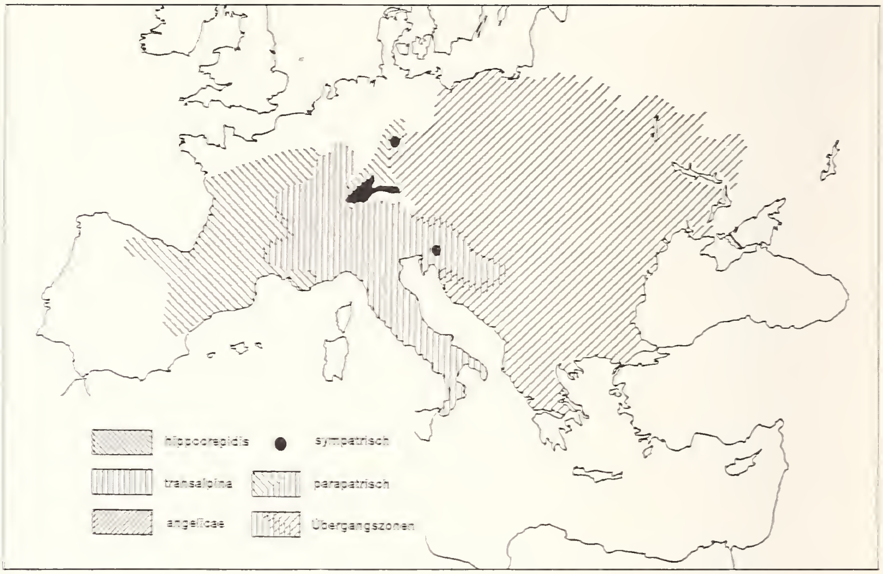


Abb. 1: Geographische Verbreitung der drei Semispezies des *Z. transalpina*-Komplexes (verändert nach: Hille & Naumann, 1992)

Deutschland in nordöstlicher Richtung bis nach Hessen, Südostniedersachsen und Thüringen treibt. Die „östliche" *Z. [transalpina] angelicae* Ochsenheimer, 1808 ist ein pontomediterranes Faunenelement; sie ist über weite Teile Osteuropas und des Balkans verbreitet. Ihre westlichen Verbreitungsgrenzen erreicht sie in Österreich in der Steiermark und im südöstlichen Deutschland am Main im Raum Würzburg. Die nomenklatorisch vorgeschriebene ternäre Bezeichnung der drei Semispezies des *Z. transalpina*-Komplexes wird nachfolgend zugunsten der kürzeren binären Benennung der drei Teilzweige aufgegeben. Der Superspezies-Komplex insgesamt bekommt den Namen der Nominatart *Z. transalpina* und wird verkürzt als *transalpina*-Komplex angesprochen.

In den Gebieten postglazialer sekundärer Kontaktaufnahme ist es zu sehr unterschiedlichen mikroevolutiven Reaktionen und folglich lokal differenzierten Verbreitungsmustern gekommen, die in unmittelbarem Zusammenhang mit einzelnen Stufen des Speziationsprozesses gesehen werden müssen (Naumann et al. 1984; Naumann & Tremewan 1984):

- Sympatrie mit deutlichen Kennzeichen für abgeschlossene Speziationvorgänge: Schwäbische Alb *(Z. angelicae elegans* und *Z. hippocrepidis jurassica)*
- Parapatrie mit rezent weitgehend oder voll wirksamen Isolationsmechanismen, jedoch Hinweisen auf zeitweise Formierung von „Spannungszonen" mit Gendiffusion (Introgression; Definition s. S. 178): Nordbaden/



Abb. 2: (Photo: H. Meinig) Oberschütt, Villach, Österreich: *Z. transalpina* auf Nektarpflanze Tauben-Grindkraut *(Scabiosa columbaria)*

Mainfranken, im Altmühltal und in Thüringen *(Z. angelicae rhatisbonensis* und *Z. hippocrepidis)*

– auf der ganzen Länge der sekundären Kontaktzonen z. B. in der Steiermark und Slovenien *(Z. transalpina/Z. angelicae),* im Oberrheingebiet *(Z. hippocrepidis/Z. transalpina)* und im Westalpenbereich, in Mittel- und Südfrankreich *(Z. hippocrepidis/Z. transalpina)* kommt es zur Ausbildung rezenter geographischer Intergradierungszonen (Hybrid-Gürtel) mit gleitenden Allelverteilungen

Die wichtigsten vorbereitenden Ergebnisse für die vorliegende Arbeit entstammen enzymelektrophoretischen Befunden, die für einige polymorphe Loci spezifische Allel-Verteilungen in den jeweiligen Kernbereichen der drei Semispezies neben deutlichen Frequenzunterschieden bestimmter diagnostischer Allele ergaben (Hille & Naumann 1992).

Weiterhin sind folgende Aspekte der Biologie des *transalpina*-Komplexes im Rahmen dieser Arbeit von Interesse:

1) Die morphologische und habituelle Differenzierung ist zwischen den drei Semispezies und innerhalb des Kernareales jeder Semispezies deutlich (Hille 1986; Gassmann et al. 1995) und hat zur Beschreibung verschiedener Subspezies in jedem Teilzweig geführt. Die morphologischen Unterschiede haben darüberhinaus bei der Erforschung des *Z. transalpina*-Komplexes auf mögliche Intergradierungszonen aufmerksam gemacht (Daniel 1954/1955; Alberti 1956a,b, 1958; Meier 1960). Einen Eindruck vom Habitus der hier bearbeiteten Semispezies vermitteln die Abb.2-4, welche die Tiere in natürlicher Umgebung zeigen. In den Kontaktzonen ist die sichere morphologische Determination der Imagines ohne Hilfsinformationen (Kenntnis der Flugzeitperiode, Habitatwahl) dagegen nicht immer zuverlässig möglich. Morphometrische Meßgrößen der Flügelmorphologie und



Abb. 3: (Photo: H. Meinig) Pfullingen, Schwäbische Alb: Ruhende *Z. hippocrepidis* auf Eingriffeligem Weißdorn *(Crataegus monogyna)*

der Genitalarmaturen besitzen aber dennoch einen gewissen diskriminatorischen Wert (s. Hille 1986; vgl.auch Alberti 1956a,b; Gassmann 1994).

2) Die Futterpflanzenwahl der Larven der drei Semispezies entspricht einer oligophagen Beschränkung auf drei bis vier Futterpflanzen aus der Familie der Fabaceae, wahrscheinlich abhängig von der geographischen Herkunft



Abb. 4: (Photo: T. Böhmer) Gambach, Mainfranken: *Z. angelicae rhatisbonensis* auf Nektarpflanze Skabiosen-Flockenblume *(Centaurea scabiosa)*

der Populationen und der dort jeweils verfügbaren Futterpflanzen: *Zygaena hippocrepidis* frißt bevorzugt am Hufeisenklee *(Hippocrepis comosa)*, läßt sich aber auch auf Bunter Kronwicke *(Coronilla varia)* und Hornklee *(Lotus corniculatus)* aufziehen. Larven von *Zygaena angelicae* leben ausschließlich auf *Coronilla varia* (Bunte Kronwicke) und solche der Subspezies *Z. elegans* der Schwäbischen Alb auf *Coronilla coronata* (Bergkronwicke). Die Larve von *Zygaena transalpina* ernährt sich von Hornklee-Arten (*Lotus* spec.), *Hippocrepidis comosa* und *Astragalus*-Arten.

3) Die Falter bevorzugen als Nektarquellen violette Blüten der Kardengewächse (Dipsacaceae) und Korbblütler (Asteraceae) vom Köpfchenblütentyp, die sie je nach Blühaspekt nutzen. Darunter zu zählen sind vor allem Acker-Witwenblume *(Knautia arvensis)*, Tauben-Grindkraut *(Scabiosa columbaria)*, Wilde Karde *(Dipsacus silvester)* und weiterhin Kalkaster *(Aster amellus)*, verschiedene Disteln *(Carduus*- und *Cirsium*-Arten, die Kugeldistel *Echinops sphaerocephalus*) und besonders Flockenblumen *(Centaurea scabiosa, C. jacea)*. Auf mainfränkischen Trockenrasen kann man diese allgemeine Liste noch durch den Berglauch *(Allium montanum)*, ein dort lokal vorkommendes pannonisch-pontisches Florenelement erweitern.

4) Eine zwingende Aussage zur Habitatbindung der drei Semispezies des *transalpina*-Komplexes ist nicht möglich: Ob die sogenannte „Kalkstetigkeit" der Larven (Meier 1960) sich über den Umweg des ausschließlichen



Abb. 5: (Photo: A. Hille) Mainfränkische Trockenstandorte: Ansicht des NSG „Grainberg-Kalbenstein" bei Gambach, Mainfranken

Vorkommens der spezifischen Larven-Futterpflanzen auf Kalkuntergrund manifestiert, oder das xerotherme Mikroklima aufgrund der Flachgründigkeit, Nährstoffarmut und guten Wasserableitung der Böden sowie bestimmter Sonnenexposition der Hänge den Ausschlag als autökologische Leitfaktoren abgeben, ist ungeklärt (Naumann, pers. Mitt.). Für die Imagines scheint vor allem der Saum- und Übergangsbereich von offenen warm-trockenen Magerrasenflächen und abwechslungsreichen, teils beschatteten Habitatstrukturen attraktiv zu sein. Die mainfränkischen Trokkenstandorte (s. Abb.5–7) z. B. zeichnen sich durch ein vielfältiges Habitatmosaik von Weinbergsbrachen, Streuobstwiesen, teils offenen Steppenheiden (s. Abb.5) mit lückigen „echten" Trockenrasen (s. Abb.6) und buschwaldartigem Steppenheidewald (s. Abb.7) aus lichten Beständen von Eichen *(Quercus robur)* und Schwarzkiefern (= Föhren) *(Pinus sylvestris)* aus (Heß & Ritschel-Kandel 1989).

Eine allgemeine Biotopcharakterisierung der Zygaenenstandorte über bestimmte Pflanzengesellschaften führt am Ziel vorbei, da bestimmte charakterisierende Strukturelemente des Habitats von verschiedenen Pflanzengesellschaften gebildet werden können; das zeigt das weite Spektrum unterschiedlicher Lebensraumtypen, insbesondere in Bereichen der mediterranen und subalpinen, respektive montanen Verbreitung.

5) Die Flugzeiten der Semispezies sind in Allopatrie überlappend bis leicht zeitlich versetzt. In Parapatrie scheint es zu einer Schärfung der Trennung



Abb. 6: (Photo: A. Hille) NSG „Gregor-Kraus-Park": Halbtrockenrasen am Standort Gambach, Mainfranken

der jahreszeitlichen Flugperioden zwischen den in Kontakt stehenden Semispezies zu kommen (s.a. Naumann et al. 1984; Naumann & Tremewan 1984; Böhmer 1995). Die Flugzeit von *Z. angelicae* beginnt in Mainfranken ungefähr Mitte Juli bis Anfang bzw. Mitte August, während *Z. hippocrepidis* vereinzelt Anfang August erscheint und ihre stärkste Populationsentwicklung im Laufe des Monats August bis Anfang September nimmt.

Fragestellung

In der vorliegenden Arbeit werden kleinräumige geographische Differenzierungsmuster von Allozymen in der parapatrischen Kontaktzone in Mainfran-



Abb. 7: (Photo: A. Hille) „Steppenheide und lichter Steppenheidewald" des Standortes GAM III, Gambach, Mainfranken

ken und auf der Altmühlalb zwischen Populationen von *Z. hippocrepidis jurassica* und *Z. angelicae rhatisbonensis* mit verschiedenen statistischen populationsgenetischen und populationsphänetischen Methoden untersucht. Zum Vergleich werden Populationen aus den jeweiligen Kernarealen als Vertreter des großräumigen Maßstabes geographischer Differenzierung herangezogen.

Folgende Fragen stehen im Vordergrund der Untersuchung, wobei raum-zeitliche Aspekte evolutionsbiologischer Prozesse im Rahmen dieser Arbeit ausgeklammert bleiben, da sie Gegenstand weiterer Untersuchungen sind:

1. Lassen sich die beiden Teilzweige *Z. hippocrepidis* und *Z. angelicae* aufgrund der genetischen Zusammensetzung ihrer Populationen mit deskriptiven populationsgenetischen Parametern als unterschiedlich kennzeichnen? Wie groß sind die Unterschiede und in welchem Maße tragen sie zu einer Klärung der taxonomischen Verhältnisse im Untersuchungsgebiet, insbesondere an den Kontaktzonen der Taxa bei?
2. Gibt es eine strukturelle Hierarchie in der räumlichen Organisation des genetischen Materials innerhalb der einzelnen Teilzweige im Sinne einer polytypischen Gliederung, und welchen Aufbau hat sie? Zeigen die einzelnen Populationen selbst eine Unterstruktur?
3. Mit welchem populationsgenetischen Modell lassen sich die populationsgenetischen Strukturen der Semispezies vor dem Hintergrund eines Kräftespiels der Evolutionsfaktoren Isolation und Gendrift innerhalb der Artgrenzen, sowie Selektion und Genfluß in den Kontaktbereichen angemessen beschreiben?
4. Welche Werte erreichen die aus den populationsgenetischen Daten ermittelten indirekten Schätzwerte für das Ausmaß des Genflusses zwischen Populationen innerhalb der Semispezies und über die Kontaktzonen hinweg in die jeweils andere Semispezies?
5. Gibt es geographische Differenzierungsmuster, und welche evolutionsbiologischen Prozesse können für ihre Existenz verantwortlich gemacht werden? Lassen diese Muster Aussagen über Richtung und Ausmaß rezenter bzw. historischer Introgression von Genen über die Kontaktzonen hinweg zu, und findet man in den Genotypen-Verteilungen Hinweise auf F1-Hybride? Welche genaue Lage haben die beiden Teilabschnitte der Kontaktzone zwischen *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis*?
6. Um zu einer ersten Beurteilung der evolutionsbiologisch releventen Rahmenbedingungen bei der Stabilisierung der Kontaktzonen zu gelangen, werden in einer synoptischen Betrachtung schließlich die erarbeiteten populationsgenetischen Befunde vorläufigen Freilandbeobachtungen zur Populationsökologie gegenübergestellt.

DANKSAGUNGEN

Mein besonderer Dank gilt Herrn Professor Dr. Naumann für die fachliche Betreuung dieser Arbeit. Er bestärkte mich mit seinem besonderen Interesse in dem Versuch, neue Wege bei der Analyse geographischer Variation zu beschreiten. Außerdem sicherte er zu jeder Zeit den Fortgang der Arbeit, in-

dem er mich an der Durchführung dieses Projektes am Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Koenig in Bonn beteiligte.

Herzlich bedanken möchten wir uns für die umfangreiche Förderung des Projektes durch das Land Nordrhein-Westfalen.

Bedanken möchte ich mich recht herzlich bei Herrn Dr. Hans-Jürg Geiger (Bern) und seinen Mitarbeiterinnen für die ausführliche Unterweisung in seine Elektrophoresemethode im Berner Labor und die Überlassung von Rezepten und Bauanleitungen für die Anfertigung eigener Trennkammern.

Herzlich danken möchte ich besonders Renate Feist (Bielefeld) für die hervorragende Zusammenarbeit im Labor. Ihre Mitwirkung bei der Durchführung der Elektrophorese war unverzichtbar, und ihre unkomplizierte Art machte die Routinearbeit fast zu einem Vergnügen.

In gleicher Weise möchte ich mich bei meinem Freund Holger Meinig (Bielefeld) bedanken, mit dem ich mehrmals rundum interessante Exkursionen und Zygaenen-Sammelreisen unternehmen konnte, und der mir mit viel Interesse und tatkräftiger Unterstützung bei der Fertigstellung der Arbeit half.

Allen Mitarbeitern des Zoologischen Forschungsinstitutes und Museum Koenig, besonders der „transalpina-Arbeitsgruppe“ am ZFMK, Bonn mit Thomas Böhmer und Dirk Gassmann möchte ich für ihre Unterstützung bei Freilandarbeiten und technischen Arbeiten danken.

Ebenso möchte ich Thomas Keil (Dresden) für seine kenntnisreichen Hinweise zur Biologie und zur Verbreitung von *Z. transalpina* in Osteuropa recht herzlich danken.

Den Herren K. Heuberger (Regensburg), G. Junge (Schriesheim-Altenbach), F. Kirsch (Lauda-Königshofen), H. Pröse (Hof a.d. Saale), W. Schwab (Gaimersheim) und H. Seipel (Büttelborn) sei dafür gedankt, daß sie mir Schmetterlinge zur Untersuchung geschickt haben, mir detaillierte Fundortangaben zukommen ließen oder mich vor Ort nach Kräften unterstützt haben.

Herrn Dipl. Biol. R. Heß und Frau Dr. Ritschel-Kandel von der Regierung von Unterfranken danke ich für unbürokratische Ausstellung der Ausnahmegenehmigungen und für verschiedene hilfreiche Auskünfte zu den Mainfränkischen Trockenrasen.

Herrn Professor Dr. E.R. Reichl (Linz) verdanke ich interessante Diskussionen und entscheidende Hinweise zur Phänologie von *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* im Altmühltal. Herr Priv.-Doz. Dr. W. Böhme (Bonn) nahm sich Zeit, um mit mir nomenklatorisch-taxonomische Probleme zu erörtern.

Herrn Dr. R. Brandl (Universität Bayreuth) danke ich für die Bereitstellung seiner BIOSYS1-Version und Tom Burneleit (Bonn) für schnelle Hilfe aus der Not bei Computer-Chaos.

Many thanks for helpful correspondence and various kinds of help by supplying me with programs and source codes, or advice with problems of computing to E.J. Dietz (Raleigh, USA), E.S. Krafsur (Ames, USA), G.M. Jacques (Vancouver, Canada), T. Ota (Pennsylvania State University, USA), M. Nei (Houston, Texas, USA), and J.S. Rogers (New Orleans, USA).

Nicht zuletzt möchte ich mich bei meiner Freundin Brigitte für ihre vielfache Hilfe und die Geduld, die sie mir gegenüber aufbrachte bedanken.

MATERIAL UND METHODEN

Die Fundorte

Die Fundorte der Populationen, von denen Stichproben für die enzymelektrophoretische Untersuchung entnommen wurden, sind in den geographischen Kartenübersichten (Abb.13–16), sowie in einer Liste (Tab.1) mit Namen, verwendeten Abkürzungen, und Angaben über die regionale Herkunft zu finden. Die Stichproben enthalten immer nur Tiere einer Saison im Zeitraum der Jahre 1987–1990. Die Liste dient gleichzeitig als systematische Einordnung der Populationen in verschiedene sub- bzw. semispezifische Niveaus nach Reiss & Tremewan (1967). Die Stichprobenumfänge sind der Tabelle der Genotypenfrequenzen (Tab.12, im Anhang) zu entnehmen.

Tab. 1: Systematische Hierarchieebenen im *Z. transalpina*-Komplex und geographische Herkunft der untersuchten Populationen

Semispezies
Subspezies
Populationsgruppe — Populationen — (Abkz.)

Zygaena angelicae **OCHSENHEIMER, 1808**
ssp. *rhatisbonensis* BURGEFF, 1914; Bayern, Deutschland:

topotypische Populationsgruppe "*carolimagni* BURGEFF, 1965";
Mainfranken, Raum Karlstadt:

Gambach	GAM
Mäusberg	MÄU
Himmelstadt	HIM
Feuerthal	FEU

Altmühl- und Frankenalb:

Kinding	KIK
Katzental	KAZ
Velburg	VEB
Parleithen	PAR
Eisenhammer	EHA
Velden/Pegnitz	VEL
Lungsdorf	LUN
Artelshofen	ATH
Pottenstein, Teufelshöhle	POT
Haßlach	HAS
Lauterhofen	LAU

ssp. *angelicae* OCHSENHEIMER, 1808; Wiener Becken, Österreich; Niedere Karpaten, Slowakei

St.Egyden	STE
Bucova	BUV
Trystin	TRS

Semispezies		
Subspezies		
Populationsgruppe	Populationen	(Abkz.)
Zygaena transalpina **(ESPER, 1782)**		
ssp. *angelico-transalpina* DANIEL, 1954		
Salzburger Land, Steiermark, Österreich:		
	St. Coloman, Seewaldsee	SEE
ssp. *tilaventa* HOLIK, 1935		
Friaul, Norditalien:		
	Interneppo	INT
	Monte Prat	MTP
Zygaena hippocrepidis **(HÜBNER, 1799)**		
ssp. *jurassica* BURGEFF, 1914; Baden-Württemberg und Bayern, Deutschland		
Nordbaden, Mainfranken:		
	Retzbach	RZB
	Edelfingen	EDF
	Werbach	WER
	Böttigheim	BÖT
"*jurassicola* BURGEFF, 1926"-Populationsgruppe		
Altmühlalb, Bayern:		
	Kinding	KIR
	Enkering	ENK
	Böhming	BÖH
	Gungolding	GGD
	Altdorf	ALT
	Morsbach	MOR
	Eichstätt	EIC
	Dollnstein	DOL
	Eßlingen	ESS
ssp. *centripyrenaea* BURGEFF, 1926; Pyrenäen, Katalonien, Spanien:		
	Collado de Santigosa	CDS
ssp. *occidentalis* OBERTHÜR, 1907; franz. Atlantikküste, Dept. Charente-Maritime:		
	Dompierre sur Mer	DOM

Die im Freiland gefangenen Falter wurden vor Ort in Flüssigstickstoff tiefgefroren, um die Enzymaktivitäten zu erhalten. Als Transportgefäß diente ein Flüssigstickstoffbehälter, Modell GT 21 der Fa. CRYOSON, Heidelberg.

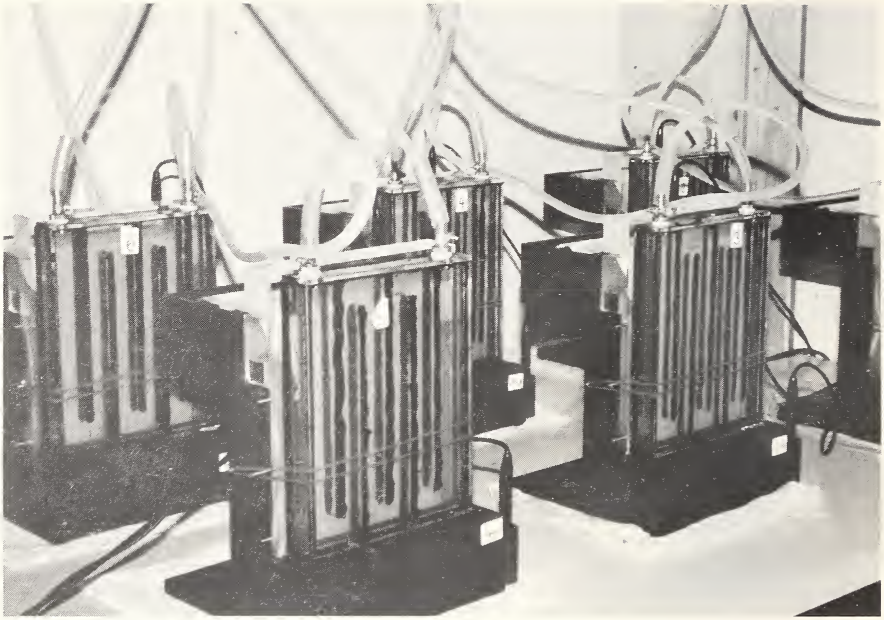


Abb. 8: (Photo: B. Pieper) Apparatur zur vertikalen Enzymelektrophorese mit angeschlossenem Kühlsystem

Biochemische Methoden

Die hier angewendete Elektrophoresemethode ist eine vertikale Stärkegelelektrophorese. Die Elektrophoreseapparatur ist ein identischer Nachbau der Anlage von Geiger (Zoologisches Institut der Universität Bern), die nachträglich mit zusätzlichen Kühlaggregaten versehen wurde (Abb.8). Näheres zu bautechnischen Details und allgemeine Hinweise zu enzymelektrophoretischen Anwendungen in der Lepidopterologie findet man in Geiger (1990).

Eine Auftrennung von 24 Stoffwechselenzymen in mehreren (regelmäßig in drei) Puffersystemen wurde unter langen Trennzeit-Bedingungen (16-18 Std.) durchgeführt (Tab.2). Die Rezepturen für die Puffersysteme und die Färbelösungen (s.S. 210 ff), sowie die Bedingungen der elektrophoretischen Trennung (s.S. 224) wurden von mehreren Autoren übernommen und modifiziert (Ayala et al. 1972; Brewer 1970; Harris & Hopkinson 1978; Pasteur et al. 1988; Scholl et al. 1978; Shaw & Prasad 1970). Die Elektrophoresebedingungen sind im Anhang ausführlich dargestellt.

Zur Anwendung der Enzymelektrophorese in populationsgenetischen Studien

Die Abschätzung der genetischen Variabilität von Populationen läßt sich im Rahmen umfangreicher populationsgenetischer Studien bei einem vertretba-

Tab. 2: Übersicht zu den Ergebnissen der Enzymelektrophorese

Allozym	subunits	n(E)	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j
Pgi	dimer	8	11	20	22	24	29	32	34	39		
Pgm	monomer	10	35	40	44	45	50	51	55	60	58	31
Hk	dimer	3	69	74	79							
Mdh1 (-)	dimer	6	39	48	44	42	53	29				
Mdh2	dimer	7	38	51	49	54	64		30	13		
Got1 (-)	dimer	4	7	15	19	23						
Got2	dimer	6	21	28	31	39	43	49				
Gpt	dimer	7	20	27	35-37	42-45	52-54	60		63		
Mpi	monomer	4	63	64	66-69	81,5						
Acon1 (-)	dimer	5	25	28	33	26	24					
Acon2	dimer	8	47	51	56	60	63	65	71	48		
6Pgdh	dimer	6	-8	9	12	17	20	3				
Idh1	dimer	6	15-17	20	23	25	12	14,5				
Idh2	dimer	3	27	35	47							
Me	tetramer	4	48-50,5	51-52	54	37						
Tpi	dimer	4	33	58	65	79						
Lap4	monomer	1	55									
Pk	tetramer	1	38									
Ak	monomer	1	79									
Fum	tetramer	1	15									
Pep	dimer	1	65									
Go-		1	-20									
Ga3Pdh	tetramer	1	30									
Ald	dimer	1	35									
Gd	dimer	1	6									
Ao	dimer	1	38									
Eno	dimer	1	22									
Gluc +	tetramer	1	20									
Gluc-		1	-5									

ren Zeitaufwand mit der relativ kostengünstigen Methode der Enzymelektrophorese durchführen. Diese biochemische Methode liefert genetisch interpretierbare Daten des Polymorphismus von sogenannten Allozymen (= strukturell variable Enzymformen eines multiallelen Enzymlocus mit mehr oder minder großen Laufweitenunterschieden im elektrischen Feld) in natürlichen Populationen.

Zur technischen Durchführung der Elektrophorese in verschiedenen Bereichen der Biologie und zu ihrem Einsatz bei der Untersuchung populationsbiologischer und systematischer Studien existiert eine Vielzahl guter Einführungen (s. z. B. Ferguson 1980; Hillis & Moritz 1990; Richardson et al. 1986), so daß hier auf eine erneute genaue Beschreibung verzichtet werden kann.

Die nach Auftrennung und spezifischer Färbung der Allozyme entstehenden Bandenmuster oder Zymogramme sind entsprechend einem kodominanten Mendelschen Erbgang individuell genotypisch auszuwerten: Jedes Tier erzeugt für jedes untersuchte Allozym einen bestimmten „elektrophoretischen Phänotypus" (s. Geiger 1990), dessen Zusammensetzung aus einer bzw. zwei oder mehrerer Einzelbanden zu einem charakteristischen Muster den genotypischen Zustand des kodierenden Genlocus entweder als homozygot oder als heterozygot ausweist (s. Ferguson 1980). Da es multiple Enzymvarianten (= Allozyme) gibt, und diese mono- oder multimer, d. h. aus nur einer oder mehreren Polypeptideinheiten bestehen – wobei die Multimere außerdem

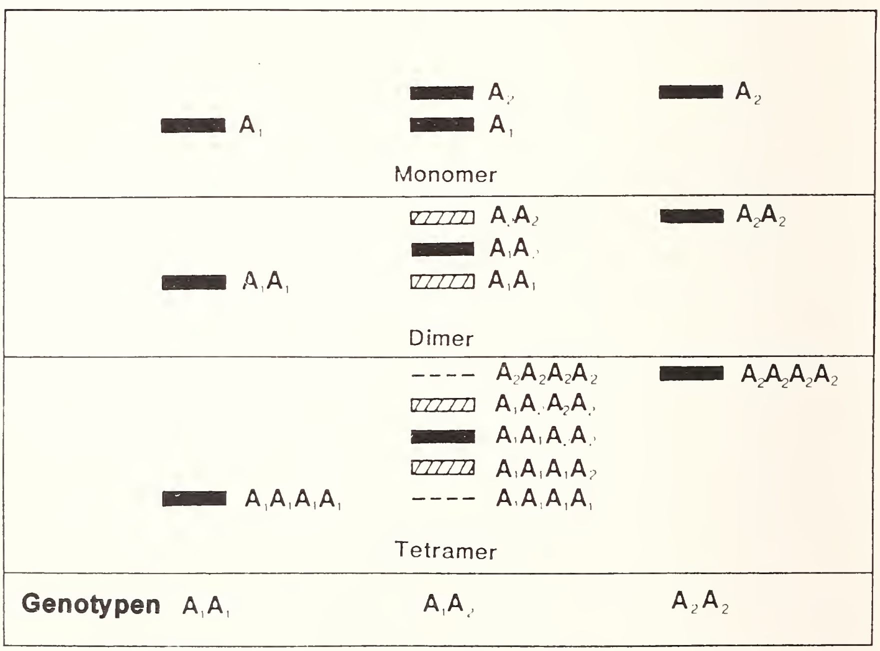


Abb. 9: Hypothetisches Zymogramm mono- und multimerer Allozyme mit je zwei Allelen A_1 und A_2 (verändert nach Richardson et al. 1986)

noch gleich bzw. unterschiedlich (= homo- bzw. heteromer) gebaut sein können – sind mehr oder minder komplizierte Bandenmuster auf dem Gel zu erwarten. Die genotypische Interpretation einer hypothetischen Auswahl solcher Allozymmuster mit jeweils zwei Allelen eines Genortes zeigt die Abb.9.

Man interpretiert Laufweitenunterschiede (= unterschiedliche rf-Werte, s. Hille 1986) der Genprodukte „Allozyme", welche oft mit dem Namen „Elektromorphe" (s. King & Otha 1975) bezeichnet werden, als allele Unterschiede am Genlocus, und benennt diese Elektromorphen entweder mit Zahlen entsprechend dem rf-Wert oder mit Buchstaben in alphabetischer Reihenfolge, vom kleinsten rf-Wert ausgehend.

Pieper (1991) bemerkt, daß „mit Hilfe der Elektrophorese prinzipiell nur Unterschiede zwischen verschiedenen Allelen nachgewiesen werden können, nicht aber die Identität gleicher Allele! Werden verschiedene Allele aufgrund gleicher Laufweite ihrer Genprodukte zu einer Elektromorphenklasse zusammengefaßt, führt dies zwar zu einem Informationsverlust, jedoch nicht zu einem grundsätzlichen Fehler." Man könnte ergänzen, daß bei ungenügender Trennschärfe der angewandten Methode und/oder nicht zweifelsfreier Unterscheidung von Elektromorphen mit sehr ähnlichen Laufweiten die Zusammenfassung solcher Elektromorphen zu einer Elektromorphenklasse mit einem breiteren rf-Wertbereich gerechtfertigt ist, was lediglich zu einem kleineren Schätzwert der genetischen Variation führt. Deshalb sollte man wegen der methodischen Beschränkungen der Elektrophorese (kryptische Variation, s. Singh et al. 1976), und weil man sich bei der elektrophoretischen Untersuchung auf die phänotypische Ebene der primären Genprodukte, welche vielfältigen modifikatorischen Veränderungen unterliegen können (s. Johnson 1977), bezieht, besser von phänetischer Variation als von genetischer Variation sprechen, obwohl die Untersuchung letzterer angestrebt wird. Das Begriffspaar „Phänotyp – Genotyp" in Analogie zum Begriffspaar „Phän – Gen" (Johannsen 1909; zitiert in: Yablokov 1986) beschreibt die nicht genau bekannte oder untersuchte multirelationale Beziehung zwischen Merkmalsausprägung und genetischer Basis. Dabei kommt dem Begriff Phän (Begriffsdefinition s. Timofeef-Ressovsky et al. 1977) die Qualität eines einfachen, genotypisch determinierten Merkmals zu (Yablokov 1986), und Allozyme als ausreichend stabile, diskrete und nicht weiter unterteilbare Elementarmerkmale sind prädestiniert, als Phäne angesprochen zu werden. In der internationalen populationsgenetischen Literatur wird diese feine, aber exaktere begriffliche Unterscheidung bei der Interpretation enzymelektrophoretischen Untersuchungen in der Regel nicht vorgenommen. Außerdem besteht vor allem im englischsprachigen Schrifttum eine begriffliche Verwirrung durch den gleichzeitigen Gebrauch einer „phänetischen Terminologie" im Zusammenhang mit der Anwendung numerischer Methoden in der sog. „numerischen Taxonomie" ([= phenetics, phenetic classification], s. Diskussion in: Yablokov 1986). Wegen dieser Unklarheiten werden, den internationalen Gepflogenheiten folgend, daher auch in der vorliegenden Arbeit alle Befunde in der genetischen Terminologie angesprochen und diskutiert.

Zur Kennzeichnung der genetisch interpretierten Elektromorphen verschiedener Allozyme werden die Abkürzungen der Namen der untersuchten Enzyme für die kodierenden Genloci benutzt, wobei die einzelnen Elektromorphen in Klassen gleicher rf-Wertbereiche gleiche, solche verschiedener Elektromorphenklassen entsprechend unterschiedliche Buchstabenbenennungen bekommen, z. B. Pgm-a, Hk-b. Beobachtet man mehrere unabhängige Loci eines Enzyms (= Isozyme), so nummeriert man die Loci, je nach Laufweite von der Startlinie aus, durch; dabei bekommt der Genort kathodal wandernder Elektromorphe ein Minuszeichen vorangestellt, z. B. (-)Acon1-a.

Die genetische Interpretation mindestens der häufigeren Allele wurde unterstützt durch gelelektrophoretisch ausgewertetes Zuchtmaterial (F1-Nachkommen von Wildfängen). Dennoch bleiben Unsicherheiten der Interpreta-

tion hinsichtlich seltener Allele. Pieper (1991) diskutiert in allgemeiner Form Quellen möglicher Fehlinterpretationen bei der Auswertung der Zymogramme, vor allem die Möglichkeiten einer nicht gerechtfertigten genetischen Interpretation modifikatorischer Bandenartefakte. Wegen ungleich geringerer Chancen, solche Fehler bei der Untersuchung reiner Wildpopulationen mit zahlenmäßig beschränkten Nachzuchten (in der vorliegenden Arbeit) auszumerzen, als bei der Verfügbarkeit einer ausreichenden Menge von Labortieren (in der Diplomarbeit von Pieper 1990), werden die Ergebnisse bezüglich des Lauf-und Trennverhaltens bestimmter Enzyme von *Z. transalpina* mit denen von *Z. trifolii* verglichen. Besonders auffälligen, dabei selten auftretenden, ungewöhnlichen Banden von durch die Analyse bei *Z. trifolii* her bekannten, problematischen Enzymen wurde im Falle von *Z. transalpina* jedoch keine besondere Aufmerksamkeit bei der Interpretation beigemessen; sie wurden wie „echte", genetisch determinierte Allozyme behandelt. Allerdings besitzen die Fehler, die bei der geschilderten Handhabung der Bewertung einzelner seltener Banden ohne genetische Grundlage auftreten, in den populationsgenetischen Summenstatistiken kaum Auswirkungen auf die Ergebnisse (Ausnahmen s. F_{IS}-Werte, S. 144 ff und „private-allele-regression", S. 153).

Statistische Methoden der Populationsgenetik und der geographischen Variationsanalyse (GVA)

Zur statistischen Auswertung wurden Standardprogramme (BMDP-PC90, SPSS-PC 4.0) des Zoologischen Forschungsinstituts und Museum Koenig, Bonn benutzt. Außerdem kamen einige FORTRAN- und QUICKBASIC-Programme zum Einsatz, die in lauffähige Programme compiliert wurden: BIOSYS-1, release 1.7 (Swofford 1989); GENESTAT (Black & Krafsur 1985); NTSYS, release 1.6 (Sneath & Sokal 1973, Dietz 1983, Finke 1983); C2D (Jacques 1989); GENDIS, TDRAW (Nei 1987); BIOM-Pc (Sokal & Rohlf 1981); SAAP (Sokal & Wartenberg 1983). Die Tabellen und Graphiken sind mit der Tabellenkalkulation EXCEL 3.0 (Microsoft) erstellt. Verbreitungskarten und Abbildungen wurden mit einem Scanner (HP ScanJet Plus II, Hewlett Packard) eingelesen.

Das Analyse-Design wurde nach folgenden Überlegungen entworfen:

1) Am Anfang quantitativer populationsgenetischer Analysen stehen notwendigerweise beschreibende Parameter. Hierzu zählen die Parameter der genotypischen und der genischen Struktur (vgl. Weber 1978), deren Schätzwerte die Genotyp- und Allelfrequenzen sind, und die Parameter der genetischen Variabilität (Polymorphismusgrad, Heterozygotie und abgeleitete Größen). Diese kennzeichnen die Populationen aufgrund ihres genetischen Aufbaus. Verschiedene Signifikanztests vermitteln die Anpassungsgüte der Parameterschätzungen (z. B. G-Test auf Hardy-Weinberg-Gleichgewicht; Heterogenitätstest der Allelfrequenzen etc.).
2) Anschließend kommen multivariate Methoden der numerischen Phänetik (s. Sneath & Sokal 1973) zum Einsatz, denen bei der Datenanalyse auf intraspezifischem Niveau nicht die bekannten Mängel und Nachteile anhaften wie bei ihrer Verwendung in der Klassifikation und Systematik auf höheren taxonomischen Ebenen (Sokal 1983). Zu solchen Methoden zählen die Berechnung genetischer Abstände und die Gendiversitätsanalyse, die die Multi-Locus-Allelfrequenzen als Merkmalsdimensionen nutzen. Ihnen

assoziiert sind die in ihrer Leistung in etwa komplementären Cluster- und Ordnungsmethoden, wovon erstere hierarchische Gliederungen in Populationsgruppen schaffen und letztere nicht-hierarchische Beziehungsgefüge zwischen Populationen herstellen.

3) Weitere populationsgenetische Methoden wie die einfache und die hierarchische F-Statistik, verwandt mit Verfahren der multifaktoriellen Varianzanalyse von Genotyp- und Allelfrequenzen, tarieren die Balance zwischen den Wirkungen verschiedener Evolutionsfaktoren bei der räumlichen populationsgenetischen Differenzierung. Sie liefern außerdem indirekte genetische Schätzwerte für das Ausmaß des Genflusses zwischen Populationen. Unter dem Sammelbegriff „Genfluß" soll hier zunächst jeder Mechanismus verstanden werden, der zu einem Austausch von Genen zwischen Populationen führt. Der in der Populationsgenetik synonym mit „Genfluß" verwendete Begriff „Migration" wird in dem Fall korrekt verwendet, wenn Migration zwischen etablierten Populationen der Hauptmechanismus für Genaustausch ist (Slatkin 1985a).
4) Die räumliche Autokorrelationsanalyse schließlich ist ein Verfahren der geographischen Variationsanalyse (GVA), das die räumliche Variabilität von Populationen auf geographisch signifikante genetische Strukturen untersucht, und aus den Beziehungen zwischen den Verteilungen der Variablenwerte und den Differenzierungsmustern Aussagen über die diese Muster erzeugenden evolutiven Prozesse ableitet.
5) Einen empirischen Test des populationsgenetischen Modells zur Beschreibung der räumlichen Differenzierung bietet schließlich der sogenannte Mantel-Test (Mantel 1967), eine multivariate Erweiterung der räumlichen Autokorrelation.

Die quantitative Beschreibung der Population mit Basisparametern der Populationsgenetik

Untersucht man die genetische Struktur einer Population, so werden bestimmte Merkmale wie z. B. die Häufigkeit und Verteilung von Genotypen – einzeln für jeden Locus oder gemeinsam für zwei oder mehr Loci betrachtet – für die Beschreibung dieser Population genutzt; dabei besitzt diese in dem populationsgenetischen Modell **keine** räumliche Dimension. Die Population wird auf der Grundlage einer punktuell verdichteten genetischen Struktur mit geeigneten genetischen Kenngrößen erfaßt, zu deren Beschreibung statistische Schätzwerte über Stichprobenerhebungen herangezogen werden.

Genotypische und genische Beschreibung einer Population und das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (HWG)

Der einleitende Schritt zur Erfassung der genetischen Populationsstruktur besteht in der Beschreibung der Genotypenverteilung. Wenn die (enzymelektrophoretische) Populationsstichprobe sicherstellt, daß jedes Individuum der Population unabhängig von anderen Individuen die gleiche Chance hat, in der Stichprobe vertreten zu sein, dann sind die Genotypen beim Auftreten von 2 Allelen binomial oder bei m Allelen multinomial verteilt und einfaches Auszählen stellt die beste Methode dar, diese Verteilung zu beschreiben. Die

Zahl der verschiedenen Genotypenklassen richtet sich nach der Zahl der Allele m des Locus und addiert sich aus den verschiedenen möglichen Homo- und Heterozygoten: das sind genau m mal die Anzahl der Homozygoten (n_{ii}) und alle verschiedenen Heterozygotenvariationen ohne Wiederholung und Berücksichtigung der Reihenfolge (n_{ij} n_{ji}). Die einzelnen Genotypenanteile sind relative Häufigkeiten, die die Absolutzahlen der verschiedenen Genotypen auf die Gesamtzahl gezählter Tiere n mit n_{ij} = n beziehen, d. h. $n_{ii}/n = X_{ii}$ (alle Homozygoten) bzw. $n_{ij}/n = X_{ij}$ (alle Heterozygoten).

Während sich die Absolutzahlen verschiedener Allele direkt über das Auszählen der unterschiedlichen Genotypen finden lassen, berechnet sich der Anteil eines beliebigen Allels A_i in der Populationsstichprobe, die Allelfrequenz $\hat{x}_i$, als bester Schätzwert mit der Beziehung:

$$\hat{x}_i = \left(2n_{ii} + \sum_{i \neq j} n_{ij} \right) / (2n)$$

Glchg. (1): Berechnung der Allelfrequenzen (s. Nei 1987)

Unter der Bedingung, daß die Stichprobenentnahme aus einer multinomialen Verteilung erfolgt, d. h. aus Populationen im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (s.u.), ergibt sich für die Varianz $V(\hat{x}_i)$ des i-ten Allels

$$V(\hat{x}_i) = \hat{x}_i(1 - \hat{x}_i) / (2n)$$

Glchg. (2): Varianz der Allelfrequenzen, Hardy-Weinberg-Gleichgewicht angenommen (s. Nei 1987)

Befindet sich die Population im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht – einer Situation, in der eine idealisierte, unendlich große Population mit Zufallspaarung keinen evolutiven Änderungen unterliegt – so ergeben sich für die Beziehungen zwischen Genotyp- und Allelfrequenzen folgende allgemein bekannten Gleichungen, die als quadratische Potenzentwicklung des Ausdrucks ($x_1 + x_2 + x_3 + \ldots + x_n$) für die beteiligten Allele als Hardy-Weinberg-Gleichungen (Hardy-Weinberg-Gleichgewicht, Hardy-Weinberg-Gesetz) Eingang in die populationsgenetische Literatur gefunden haben (s. Lehrbücher der Populationsgenetik: z. B. Hedrick 1985).

Zu erwähnen ist die Tatsache, daß die absoluten Anteile an Allelen in der Population ebenfalls multinomial verteilt sind, wie man aus obigen Hardy-Weinberg-Gleichungen erkennt; infolgedessen kann die Population vollständig über ihre Allelfrequenzen charakterisiert werden, ein Vorteil, welcher den genetischen Parameter „Verteilung der Allelfrequenzen" als grundlegende populationsgenetische Kenngröße von Populationen heraushebt, und der darüberhinaus die zentrale Rolle in den meisten populationsgenetischen Modellen spielt.

Im Falle von Stichprobenerhebungen der Allelfrequenzen einer Population sollten letztere immer zusammen mit ihren Standardfehlern angegeben werden, die von den Allel- und den Genotypfrequenzen gemeinsam abhängen:

$$V(\hat{x}_i) = (\hat{x}_i + \hat{X}_{ii} - 2\hat{x}_{ii}^2) / (2n)$$

Glchg. (3): Varianz der Allelfrequenzen; Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts nicht vorausgesetzt (vgl. Weir 1990)

Ein einleitender Test auf Hardy-Weinberg-Verhältnisse in Populationen ist daher immer anzuwenden, wenn man die betreffende Population eher durch ihre Allelfrequenzen als ihre Genotypfrequenzen beschreiben will. Darüber hinaus gibt es biologische Rahmenbedingungen, die diesen Test sinnvoll erscheinen lassen. Nach allgemeiner Auffassung gelten signifikante Abweichungen der beobachteten Genotypfrequenzen von den unter dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht zu erwartenden Genotypfrequenzen als Indiz dafür, daß die Zufallspaarung (Panmixie) in der Population nicht erfüllt ist (Weir 1990). Das Prinzip der Zufallspaarung [random mating] bezieht sich auf die Paarungschance von Individuen mit einem bestimmten, durch das betrach-

Tab. 3: Heterogenitätstest der Allelfrequenzen im *Z. transalpina*-Superspezieskomplex nach Workman & Niswander (1970)

Hinweis: Die Irrtumswahrscheinlichkeit P ist bei alternativen Heterogenitätstest der Allelfrequenzen auf der Hierarchieebene von Subspezies des Superspezies-Komplexes wenigstens kleiner als 6 ‰ (hier nicht aufgeführt).

Locus	Zahl der Allele	χ^2	Freiheitsgrade	Irrtumswahr. P
PGI	8	2565,065	245	0,00000
PGM	10	3860,526	315	0,00000
HK	3	910,627	70	0,00000
MDH-1	6	979,398	175	0,00000
MDH-2	7	2157,715	210	0,00000
GOT-1	4	853,21	105	0,00000
GOT-2	6	1884,689	175	0,00000
GPT	7	1409,057	210	0,00000
MPI	4	772,436	105	0,00000
ACON1	5	1130,128	140	0,00000
ACON2	8	2272,51	245	0,00000
6PGDH	6	1862,685	175	0,00000
IDH-1	6	1960,002	175	0,00000
IDH-2	3	98,461	70	0,01409
ME	4	1832,943	105	0,00000
TPI	4	268,288	105	0,00000
GESAMT		24817,74	2625	0,00000

tete Gen festgelegten Genotyp. Sie hängt ausschließlich von der Häufigkeit dieses Genotypen in der Population ab (Hartl & Clark 1989). Es gibt eine Reihe von Gründen für Abweichungen von der Zufallspaarung, auf die später noch ausführlich eingegangen wird.

Als statistische Testmöglichkeiten signifikanter Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht gelten der χ^2-Test oder der genauere G (= 2I)-Test (s. Sokal & Rohlf 1981) in der Anwendung als Anpassungstests. Eine bessere Methode bedient sich des Inzuchtkoeffizienten innerhalb einer Population (F_{IS}; s.S. 51), der unter panmiktischen Paarungsverhältnissen $F_{IS} = 0$ ist. Sein signifikantes Abweichen von Null kann man mit der Beziehung $\chi^2 = nF_{IS}^2(m-1)$ mit $m(m-1)/2$ Freiheitsgraden testen (Li & Horvitz 1953; zit. in: Brown 1970).

Unterschiede in den Allelfrequenzverteilungen zwischen s Populationen lassen sich am besten mit Kontingenztafeln untersuchen (Workman & Niswander 1970). Der χ^2-Heterogenitätstest für m Allele pro Locus ist

$$\chi^2 = 2n \sum_{i=1}^{m} V(x_i)/\bar{x}_i$$

$$= 2n \sum_{i=1}^{m} \left[\sum_{k=1}^{s} \frac{n_k}{n} (x_{ik}^2 - \bar{x}_k^2) \Big/ \sum_{k=1}^{s} \overline{x_{ik}} \right]$$

Glchg. (4): Workman-Niswander-Heterogenitätstest der Allelfrequenzen (vgl. Hedrick 1985)

Der χ^2 für r Loci ist die Summe der einzelnen χ^2-Werte für jeden Locus und hat (r-1)(m-1) Freiheitsgrade (Hedrick 1985).

Gelten Hardy-Weinberg-Gleichgewichte, so können die mittleren Allelfrequenzen direkt – wie oben beschrieben – mit den populationsspezifischen Allelfrequenzen verglichen werden. In allen anderen Fällen müssen Kontingenztafeln mit den verschiedenen Genotypen als Zelleneinträge aufgestellt werden – unter Berücksichtigung der Vorschrift, keine leeren Zellen in den Tafeln zuzulassen und die Mindestzelleinträge gegebenenfalls durch Zusammenfügen benachbarter Zellen (vgl. Hille & Naumann 1992) ≥ 5 zu halten. Jedoch ist in allen Fällen die statistische Aussagefähigkeit dieser Tests für multiple Allelfrequenzverteilungen gering, etwa vergleichbar dem χ^2-Test auf Hardy-Weinberg-Erwartungstreue bei multiplen Allelen (Majumber & Chakraborty 1981; Cuguen et al. 1988). Verbesserungen erzielt man mit dem G-Test im Rahmen der Mehrfach-Test-Prozedur (Gabriel 1966; Sokal & Rohlf 1981; s.u.).

Schätzmaße der genetischen Variabilität von Populationen

Genetischer Polymorphismus: Im Unterschied zu der Vielzahl vorgeschlagener Maße zur Beschreibung der genetische Vielfalt (die durchschnitt-

liche Allelzahl pro Locus, der Polymorphiegrad PI (Singh & Jain 1971; vgl. Hille & Naumann 1992), der Prozentsatz polymorpher Loci P am Genom oder die Polymorphismuskonvention, einen Genort als polymorph anzusehen, wenn die Frequenz des häufigsten Allels nicht größer als 95% bzw. 99% ist,) besitzt nur der sogenannte Heterozygotiegrad bzw. die durchschnittliche Heterozygotie H eine eindeutige biologische Bedeutung.

Die durchschnittliche Heterozygotie bzw. Gendiversität H: Aus enzymelektrophoretischen Studien gewonnene individuelle Daten der untersuchten Individuen werden gemeinhin als Multilocus-Genotypen angesehen. Die Heterozygotie H der Population (bzw. der Populationsstichprobe $\hat{H}$) entspricht

1) dem durchschnittlichen Anteil an Heterozygoten pro Locus, und
2) außerdem dem durchschnittlichen Anteil der Genloci, die im heterozygoten Zustand vorliegen.

Folglich besteht die einfachste Methode zur Bestimmung des Heterozygotiegrades darin, bei einem Individuum den Anteil der genotypischen Zustände an den Loci zu zählen, die heterozygot vorliegen, und dann diese Anteile über die untersuchten Individuen der Populationsstichprobe zu mitteln (sog. mittlere beobachtete Heterozygotie $\hat{H}_0$). In analoger Weise stellt das Verhältnis Heterozygote/Gesamtzahl aller Genotypen an einem Locus die sogenannte Locus-Heterozygotie dar, die in die mittlere Locus-Heterozygotie bei Mittelung aller locusspezifischen Werte übergeht.

Eine übersichtliche Darstellungsform für die mittlere beobachtete Heterozygotie ist die (r x N)-Matrix (Abb.10; s. Hedrick 1985).

Dabei repräsentiert H_{ij} den Wert für das i-te Individuum und den j-ten Locus. Die Eintragungen in die Matrix sind 0 (homozygot) oder 1 (heterozygot).

	Enzymlocus							
Individuum	1	2	3	$\cdots$	j	$\cdots$	m	
1	H_{11}	H_{12}	H_{13}	$\cdots$	H_{1j}	$\cdots$	H_{1m}	$H_{1\cdot}$
2	H_{21}				$\cdot$			$H_{2\cdot}$
3	H_{31}				$\cdot$			$H_{3\cdot}$
.	.				.			.
.					.			.
.					.			.
i	H_{i1}	$\cdot$	$\cdot$	$\cdots$	H_{ij}	$\cdots$	$\cdot$	$H_{i\cdot}$
.	.				.			.
.	.				.			.
.	.				.			.
.	.				.			.
N	H_{N1}				$\cdot$			$H_{N\cdot}$
	$H_{\cdot 1}$	$H_{\cdot 2}$	$H_{\cdot 3}$	$\cdots$	$H_{\cdot j}$	$\cdots$	$H_{\cdot m}$	$\overline{H}$

Abb. 10: r × N-Matrix zur Darstellung der beobachteten mittleren Heterozygotie (nach: Hedrick 1985)

Die Mittelwerte der Spaltensummen bilden die geschätzte Heterozygotie an einem Locus (Locus-Heterozygotie), die Mittelwerte der Zeilensummen entsprechen der individuellen Heterozygotie. Die geschätzte mittlere beobachtete Heterozygotie der Population (Stichprobengröße n) bei Berücksichtigung von r Loci ist dann in der Notierung nach Nei (1975)

$$\hat{H}_o = \frac{1}{rn} \sum_{i=1}^{n} \sum_{l=1}^{r} \hat{h}_{il}$$

Die Varianz ist

$$V(\hat{H}_o) = \frac{\hat{H}_o (1 - \hat{H}_o)}{rn}$$

Glchg. (5): Mittlere beobachtete Heterozygotie und deren Varianz in einer Populationsstichprobe mit Umfang n (vgl. Hedrick 1985)

In Populationen mit Zufallspaarungen gewinnt das genetische Variabilitätsmaß „Heterozygotie" eine zusätzliche Bedeutung als Maß für die Gendiversität (Nei 1973, 1975, 1977, 1986). Es läßt sich nämlich mit Hilfe der Heterozygotie eine Aussage darüber treffen, wie hoch die durchschnittliche Wahrscheinlichkeit dafür ist, daß zwei zufällig ausgewählte Allele unterschiedlich sind. Diese Wahrscheinlichkeit ist eins minus der Genidentität. Wenn Gene hier als identisch bezeichnet werden, bedeutet dies keine Abstammungsgleichheit, wie im Falle der Inzuchtkoeffizienten (s.u.), sondern einfach, daß sie (z. B. mit molekulargenetischen oder biochemischen Standardmethoden wie etwa der Enzymelektrophorese) nicht zu unterscheiden sind; diesen Zustand repräsentieren gerade die Homozygoten. Daher wird die Heterozygotie unter Hardy-Weinberg-Bedingungen (= erwartete Heterozygotie) an einem Locus definiert als

$$h_l = 1 - \sum_{i=1}^{m} x_{il}^2$$

Glchg. (6): Heterozygotie unter Hardy-Weinberg-Bedingungen (= erwartete Heterozygotie) an einem Locus l (vgl. Nei 1975)

Wenn n Individuen den Umfang der Stichprobe ausmachen und die Grenzverteilung der verschiedenen Genotypen multinomial ist, erhält man einen Schätzwert der Heterozygotie $\hat{h}_l$ an einem Locus für Stichprobenumfänge n ≥ 50 (Nei & Roychoudhury 1974a)

$$\hat{h}_l = 2n(1 - \sum_{i=1}^{m} \hat{x}_{il}^2)/(2n - 1)$$

Glchg. (7): Schätzwert der Heterozygotie $\hat{h}_l$ an einem Locus für Stichprobenumfänge n < 50 (vgl. Nei & Roychoudhury 1974a)

Der Schätzwert der durchschnittlichen Heterozygotie $\hat{H}$ ist das Mittel über alle Loci

$$\hat{H} = \sum_{l=1}^{r} \hat{h}_l / r$$

$$mit\ \hat{h}_l =$$

geschätzte Heterozygotie $\hat{h}_l$ des l-ten Locus:

$$\hat{h}_l = 2n\ (1 - \sum_{i=1}^{m} \hat{x}_{il}^2)\ /\ (2n - 1)$$

Glchg. (8): Durchschnittliche Heterozygotie $\hat{H}$ über alle Loci r (vgl. Nei 1975)

Die Varianz von $\hat{H}$ errechnet sich aus

$$V(\hat{H}) = V(\hat{h})/r$$

wobei $V(\hat{h})$ die Varianz von $\hat{h}$ ist

$$V(\hat{h}) = \sum_{l=1}^{r} (\hat{h}_l - \hat{H})^2 / (r - 1)$$

Glchg. (9): Varianz der Heterozygotie $\hat{H}$ (vgl. Nei 1975)

Nei (1973, 1975, 1977, 1978, 1986) stellte in einer Serie von Arbeiten sein Konzept der „Analyse der Gendiversität in unterstrukturierten Populationen" vor. Der wichtigste Parameter dieses Konzeptes ist der „Koeffizient der genetischen Diversität zwischen Populationen (G_{ST})", der auf eine Schätzung der genetischen Diversität des Genoms abzielt. Da die Gendiversitätsanalyse sich eng an den Hauptaspekt der Wright'schen F-Statistik anlehnt, wird sie dort besprochen.

Statistische Bemerkungen zum Schätzmaß „Heterozygotie" und Signifikanztests

Die Übereinstimmung zwischen der beobachteten Heterozygotie $\hat{H}_o$ und der erwarteten Heterozygotie $\hat{H}$ unter Hardy-Weinberg-Bedingungen läßt sich mit dem χ^2– bzw. G-Test überprüfen.

Ein großes Problem, auf das Archie (1985) hinweist und zugleich Vorschläge für statistische Testverfahren unterbreitet, stellt der Vergleich der Heterozygotiegrade zwischen verschiedenen Populationen dar. Die gesamte Varianz der Heterozygotie setzt sich aus der großen Varianzkomponente der „Zwischen-Locus-Varianz" und der kleinen „Innere-Locus-Varianz" zusammen. Dabei besitzt die Locus-Heterozygotie eine L-förmige Verteilung mit einem starken Übergewicht monomorpher Loci, so daß die Varianz nicht zufriedenstellend durch Untersuchung weiterer Loci verringert werden kann, wohingegen die von der Individuenzahl abhängige „Innere-Locus-Varianz" durch höhere n merklich verringert werden kann. Nei (1986) meint allerdings, daß nichtparametrische Standardtests anwendbar seien, wenn die Zahl untersuchter Loci $r \geq 30$ ist, da die L-Verteilung der Heterozygotie sich langsam einer Normalverteilung annähere. Archie (1985) empfiehlt aufgrund eigener ausführlicher Analysen des statistischen Verhaltens von $\hat{H}$ unter Anwendung des parametrischen t-Tests paarweise abhängiger Stichproben, gegenüber vermeintlichen signifikanten Unterschieden im Heterozygotiegrad zwischen Populationen skeptisch zu sein. Es sind vor allem zwei Gründe, die für den Mangel der statistischen Güte der Tests verantwortlich sind: Wenn die mittleren Heterozygotiegrade gering sind, macht sich die schon angesprochene Tatsache besonders bemerkbar, daß die Heterozygotie-Mittel nicht normalverteilt sind. Auch bei höheren Heterozygotie-Unterschieden und größeren Stichprobenumfängen bleibt die große „Zwischen-Locus-Varianz" dennoch bestehen und verhindert damit, daß die Testgüte ausreicht, über alternative statistische Hypothesen zu entscheiden.

Trotz dieser Unzulänglichkeiten und in Ermangelung besserer Tests wird in der vorliegenden Arbeit der nicht-parametrische Kruskal-Wallis-Test (Sokal & Rohlf 1981) angewendet, um Unterschiede im Heterozygotiegrad zwischen den Populationen der Semispezies festzustellen. Außerdem wird der paarweise Vergleich verbundener Stichproben mit dem Mittelwert einer Verteilung mit Hilfe des t-Tests (Sokal & Rohlf 1969) durchgeführt, um Unterschiede im Heterozygotiegrad einzelner Populationen von dem einer Populationsgruppe festzustellen. Archie (1985) liefert hierzu kritische Tabellenwerte und Graphen für unterschiedliche Stichprobenumfänge n, Anzahlen r untersuchter Loci und verschiedenen Niveaus der Heterozygotie.

Anwendung des Schätzmaßes „Heterozygotie" zur Bewertung geographischer Kontaktzonen

Die durchschnittliche beobachtete Heterozygotie $\hat{H}_o$ kann mit gutem Erfolg, so der Vorschlag von Corbin (1981), dazu verwendet werden, die ungefähre Mittellinie des Übergangsbereiches bei geographischem Kontakt zweier **Subspezies** festzulegen. Da zwischen Subspezies der Genaustausch zwar eingeschränkt, jedoch prinzipiell möglich ist, sollte sich der Kontakt der Subspe-

zies durch signifikant erhöhte Werte der beobachteten mittleren Heterozygotie im Übergangsbereich bemerkbar machen, bzw. der Wert der Heterozygotie im Idealfall zwischen den entsprechenden Werten der intergradierenden Populationen liegen, sofern sich diese durch deutliche Heterozygotie-Unterschiede auszeichnen. Diese Verhältnisse ergeben sich aus der Tendenz der Heterozygotie, einem Maximum zuzustreben, unter der Voraussetzung, daß es keinen Heterozygotennachteil gibt, wenn die unterschiedlichen Allelfrequenzen zwischen den Populationen sich zahlenmäßig angleichen und/oder die Zahl der in die Berechnung eingehenden Allele (erhöhter Polymorphismusgrad P) zunimmt. Beides trifft bei der tatsächlichen Intergradierung unterschiedlich differenzierter Populationsgruppen zu. Somit ist die mittlere beobachtete Heterozygotie $\hat{H}_o$ als Testgröße in Kombination mit dem F_{IS}-Koeffizienten besonders auch zur Prüfung von Hybridisierungsvorgängen präsumptiver Hybridzonen anwendbar.

Im Zusammenspiel mit der mittleren Heterozygotie im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht $\hat{H}$ kann ein χ^2– oder G-Anpassungstest erst darüber Aufschluß geben, ob es überhaupt bei erhöhten Heterozygotie-Werten zu Hybridisierungen gekommen ist, oder ob irrtümlich verschiedenartige Individuen, z. B. Angehörige der in Frage kommenden Elternpopulationen wegen ihrer zu geringen morphologischen Unterscheidbarkeit, in einer Stichprobe zusammengefaßt wurden (s.S. 147).

Die statistischen Analysetechniken zur Beschreibung der genetischen Populationsstruktur unterschiedlicher Komplexitätsstufen

Einführung

Die heute in der Populationsgenetik weitgehend akzeptierte Auffassung zur geographischen Variation von Allozympolymorphismen lautet, daß Isolation und Zufallsdrift die bestimmenden Faktoren für die geographische Verteilung von Allelfrequenzen sind (Kimura 1987, Gillespie 1991; dort auch Diskussion gegenteiliger Ansichten). Dabei wird von quasi-selektionsneutralen Allelen ausgegangen (Wright 1978, Slatkin & Barton 1989); der entsprechende Selektionswert liegt in der Größenordnung von $s = 1/N_e$ (Kimura 1987). Demzufolge sind solche Populationsmodelle besonders leistungsfähig, welche die unterschiedlichen Effekte von Drift und Migration auf die genetische Differenzierung von Populationen kombinieren (Crow 1986).

Nachfolgend aufgeführte statistische Methoden zur Beschreibung der Populationsstruktur beruhen auf einfachen Modellen mit diskreten demographischen Einheiten (= Subpopulationen), die zu regelmäßigen geometrischen Mustern miteinander verknüpft sind, deren Form in den sogenannten Insel-Modellen [infinite island model, n-island model] und den Trittstein-Modellen [1D-,2D-stepping-stone models] beschrieben wird (s.S. 82 ff). Diese Modelle entbehren als auf mathematische Belange zugeschnittene Konstrukte einer expliziten geographischen Struktur im Sinne genauer topographischer Raum-Lage-Beziehungen zwischen den Subpopulationen (s. Slatkin 1985).

Das Insel-Modell (Abb.11) repräsentiert eine beliebig große [infinite islands] bzw. begrenzte Anzahl [n islands] äquivalenter Subpopulationen. Eine beliebige, hier zu untersuchende Subpopulation erhält Zuwanderer aus den ande-

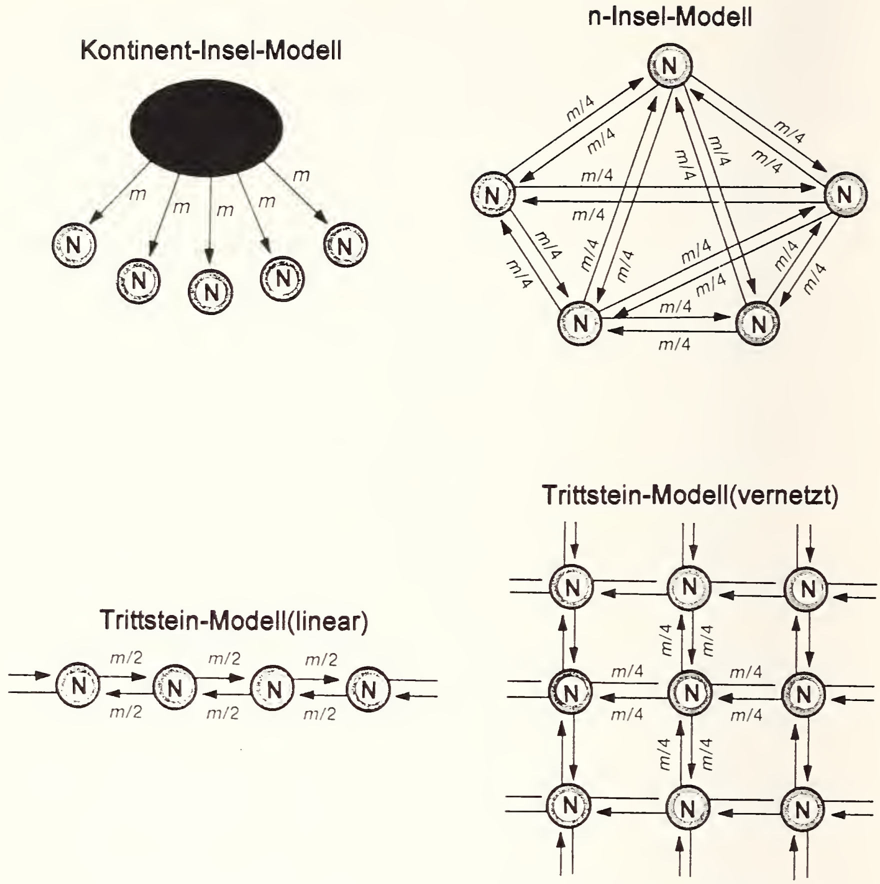


Abb. 11: Darstellung verschiedener geometrischer Modelle zur Populationsstruktur (aus: Hedrick 1985)

ren Subpopulationen mit einer Rate m, welche sich bestimmt aus der Wahrscheinlichkeit, bei einer Zufallsauswahl eines Gens aus dieser Subpopulation das Gen eines Migranten zu ziehen (Hartl & Clark 1989). Die Annahme beliebig vieler bzw. n gleichbedeutender Subpopulationen gewährleistet bei der mathematischen Behandlung dieses Modells, daß die zu behandelnden Zusammenhänge zwischen relativer Isolation, Genfluß und Differenzierung durch Gendrift mit statistischen Durchschnitt-Subpopulationen erfaßt werden können; insofern unterliegt diesen Vorstellungen keine geographische Struktur. Entsprechendes gilt für die Trittstein-Modelle (Abb.11).

In Bezug auf die Modellierung von Genfluß (s.u.) kennzeichnet das Insel-Modell das Ausmaß des Genfluß als „regelmäßigen, meßbaren Genfluß über weite Strecken" [long-distance gene flow], während die ein- und zweidimensionalen Trittstein-Modelle den Genfluß zwischen engbenachbarten Subpopulationen [short-range gene flow] abbilden.

Taxonomische Gliederung räumlich-geographisch und genetisch strukturierter Populationen

Bei der Besprechung zur genetischen Populationsstruktur müssen verschiedene ineinander geschachtelte. räumliche Hierarchieebenen im taxonomischen und populationsbiologischen Sinne berücksichtigt werden.

Folgende Unterscheidungen und Konventionen sind daher notwendig. um zwischen theoretischen Modellen zur Populationsstruktur und taxonomischen Einheiten einerseits und ihrer Beschreibung andererseits auf den verschiedenen Organisations- und Komplexitätsstufen zu unterscheiden.

Alle genetischen Einheiten werden zunächst mit dem neutralen Begriff „Population" belegt. und deren Teileinheiten heißen „Subpopulationen". Diese Benennungen haben zunächst nichts mit den gleichlautenden, in der Populationsbiologie häufig benutzten Begriffen zu tun. sondern entsprechen in etwa dem statistischen Begriff der Population als Stichprobeneinheit.

Wird aber eine hierarchische Organisationsstufe mit realem biologischen Hintergrund auf einer genau bestimmten Ebene angesprochen, so erfolgt eine Benennung dieser genetischen und/oder räumlichen biologischen Einheiten mit gebräuchlichen populationsgenetischen (s. Timofeeff-Ressovsky et al. 1977) bzw. taxonomischen Begriffen (s. Mayr 1975). Mit aufsteigender Stufe in der hierarchischen Organisation kommen die populationsgenetischen Begriffe Dem und Population sowie die taxonomischen Begriffe Subspezies, Semi- bzw. Allospezies (als Glieder einer Superspezies) und Biospezies in Betracht. Unter einem Dem versteht man lokale teilisolierte Paarungseinheiten in substrukturierten Populationen – den evolutionsbiologischen Grundeinheiten in der Natur. Die Subspezies ist die regional abgrenzbare Populationsgruppe einer polytypischen Biospezies. Die Biospezies ist die taxonomische Grundkategorie und die natürliche Fortpflanzungsgemeinschaft.

Theorie der genetischen Struktur von Populationen (F-Statistik)

Die in der Populationsgenetik am häufigsten angewandte Methode, den Aufbau von Populationen aus genetischen Struktureinheiten im oben verstandenen Sinne zu beschreiben, ist die sogenannte „F-Statistik". Die Entwicklung nachfolgender Gedanken in ein komplettes Theoriengebäude geht auf Sewall Wright (1931, 1940, 1951, 1965, 1978; s.a Kollektion klassischer Arbeiten von Wright in: Provine 1986) zurück.

Eine (räumliche) Substrukturierung von Populationen läßt sich auf der genetischen Ebene nicht von echter Inzucht als Erscheinung des Paarungssystems unterscheiden, da beide Mechanismen zu einem Überschuß homozygoter Individuen führen (sog. Wahlund-Effekt: Wahlund 1928, zitiert in Nei 1987; s.u.). Es ist daher naheliegend, beide Prozesse mit (ähnlichen) Parametern, den F-oder Inzuchtkoeffizienten [coefficients of inbreeding] zu beschreiben. Alle F-Koeffizienten sind in der traditionellen Formulierung nach Wright als Korrelationskoeffizienten definiert. In panmiktischen, diploiden Mendel-Populationen werden die Gameten beliebig gemischt, denn bedingt durch gleiche Paarungschancen der Individuen [random mating] vereinigen sich väterliche und mütterliche Gameten völlig zufällig. Es gibt daher **keine** Korrelation zwischen homologen Genen der verschmelzenden Gameten in Bezug auf

die Frequenzen dieser Gene in der gesamten Population (Wright 1978). Weist man beispielsweise den Allelen dieses Gens A_1, A_2 normierte Werte zu (z. B. für Vorhandensein von Allel A_1 den Wert 1, und für Nicht-Vorhandensein von A_1, dafür aber Vorhandensein von A_2 den Wert 0), so wird die Produkt-Moment-Korrelation r gleich Null, und daher ist auch F = 0. Bei absoluter Inzucht dagegen vereinigen sich ausschließlich abstammungsgleiche Allele, welche zu 100% korrelieren; daraus ergibt sich die Beziehung: r = F = 1. Der allgemeine Inzuchtkoeffizient F ist definiert als die Wahrscheinlichkeit dafür, daß die beiden Allele eines Gens eines Individuums abstammungsgleich (= autozygot) sind. Zwei Gene (Allele) heißen abstammungsgleich [identical by descent], wenn sie Kopien desselben Genes eines Genortes in einem früheren Individuum dieser genetischen Linie (= Vorfahre) sind (Maynard-Smith 1989).

Man kann daher sagen, daß die verschiedenen Parameter des Modells „F-Statistik" zum einen die durchschnittlichen Abweichungen von der Zufallspaarung innerhalb der Teilpopulationen angeben und zum anderen die Abweichungen von den Erwartungswerten unter Panmixie in der gesamten Population auf den Wahlund-Effekt zwischen Teilpopulationen beziehen; die F-Koeffizienten sind damit nichts anderes als Erwartungskorrelationen unter Hardy-Weinberg-Verhältnissen für sich vereinigende Gameten [uniting gametes] und beziehen sich daher **immer auf alle** Loci. Fordert man für das Modell, daß außer den berücksichtigten evolutiven Kräften Gendrift und Migration keine zusätzlichen – wie Mutation und Selektion – im System wirken, so gehen die Erwartungswerte von F (die Korrelationskoeffizienten für einzelne Allele) in die entsprechenden Parameter „Inzuchtkoeffizienten" über.

Wright (1965) versteht unter der „genetischen Struktur von Populationen" (die einer weiteren Unterteilung in Subpopulationen gleichkommt) die durchschnittliche Korrelation zwischen der individuellen genetischen Konstitution, die sich durch den Zusammentritt zweier Gameten bei der Erzeugung eines diploiden Individuums manifestiert, und entsprechend kombiniertem genetischen Material bei Betrachtung höherer Integrationsstufen des gesamten Genpools. Im Klartext bedeutet diese etwas umständliche Definition eine gesonderte Erfassung der Abweichungen von der Panmixie auf verschiedenen Hierarchieebenen. Mit jeder Stufe korrespondiert ein eigener F-Koeffizient – aus diesem Umstand bezieht die Methode ihren Namen „F-Statistik".

Definition der F-Koeffizienten Folgende Definitionen ergeben sich damit für die verschiedenen F-Koeffizienten:

F_{IS} ist der Korrelationskoeffizient für sich vereinigende Gameten, bezogen auf den Allelbestand einer bestimmten Subpopulation. F_{IS} mißt das **Ausmaß an Inzucht** in jeder einzelnen Subpopulation.

F_{IT} ist der Korrelationskoeffizient für sich vereinigende Gameten, bezogen auf den Gesamt-Genpool. F_{IT} bestimmt den **Inzuchtgrad** in der gesamten Population.

F_{ST} ist der Korrelationskoeffizient für zwei zufällig aus einer Subpopulation herausgegriffene Allele, bezogen auf alle Allele des Gesamt-Genpools. Er ist ein Maß für **Differenzierung** in der gesamten Population.

Nei (1977) konnte zeigen, daß sich Wright's F-Statistik – welche, als Korrelation von Gameten definiert, das Problem ergibt, daß sich die Korrelation auf **alle** Loci beziehen muß – in einer bestechend einfachen Weise mit Hilfe der Genotyp- und Allelfrequenzen im Sinne einer echten Parameterschätzung für das populationsgenetische Modell neu definieren läßt: Nei's Idee fußt auf einem Wahrscheinlichkeitskonzept, das auch für einzelne Loci definierbar ist. Eine Wahrscheinlichkeitsaussage vergleicht die Abstammungsgleichheit zweier zufällig gezogenen Allele aus einer Subpopulation mit der Wahrscheinlichkeit dafür, daß zwei ebenso zufällig ausgewählte Allele aus unterschiedlichen Subpopulationen abstammungsgleich seien; in der praktischen Anwendung entspricht diese Definition einer Abschwächung des Begriffs „abstammungsgleich = autozygot" zu „strukturgleich = homozygot". Außerdem konnte Nei (1986) die F-Analyse auf den Fall multipler Loci mit multiplen Allelen ausdehnen.

Berechnung der F-Koeffizienten Die Berechnung der verschiedenen F-Koeffizienten ist am einfachsten zu verstehen mit Nei's Interpretation: Betrachtet man zunächst die Organisationsebenen Individuum (I), Subpopulation (S) und den Genpool als Ganzes (T) und stellt sich die Population aus s Subpopulationen (k = 1, 2, .., s) zusammengesetzt vor, so lassen sich mit einer Notation, die Nei (1987) folgt, drei verschiedene F-Koeffizienten für das i-te Allel mit der Allelfrequenz x_k in der k-ten Subpopulation definieren, die als mit der Erwartungsheterozygotie gewichtete Mittel (s.a. Kirby 1975) auf einen Genort bezogen sind:

$$F_{IS} = \frac{\sum_k^s w_k[x_k(1-x_k)F_{ISk}]}{\sum_k^s w_k[x_k(1-x_k)]} = \frac{\sum_k h_{Sk}F_{ISk}}{\sum_k h_{Sk}}$$

$$= \frac{h_S - h_0}{h_S}$$

Glchg. (10): Ein-Genort-F_{IS}-Koeffizient, gemittelt über s Subpopulationen (vgl. Nei 1987)

Entsprechend ist

$$F_{IT} = \frac{\sum_k (X_k - \bar{x}_k^2)}{\sum_k (\bar{x}_k - \bar{x}_k^2)} = \frac{h_T - h_0}{h_T}$$

Glchg. (11): Ein-Genort-F_{IT}-Koeffizient, gemittelt über s Subpopulationen (vgl. Nei 1987)

Die Definitionsgleichung für F_{ST} lautet:

$$F_{ST} = \frac{\sum_k (\overline{x_k^2} - \bar{x}_k^{\,2})}{\sum_k (\bar{x}_k - \bar{x}_k^{\,2})} = \frac{h_T - h_S}{h_T}$$

Glchg. (12): Ein-Genort-F_{ST}-Fixierungskoeffizient, gemittelt über s Subpopulationen (vgl. Nei 1987)

wobei

$$h_S = 1 - \sum_k^s \sum_i^m x_{ki}^2 w_k$$

Hardy - Weinberg - Heterozygotie

Glchg. (13): Hardy-Weinberg-Heterozygotie, über s Subpopulationen gewichtet (s. Nei 1987)

$$h_O = 1 - \sum_k^s \sum_i^m X_{kii} w_k$$

beobachtete Heterozygotie

Glchg. (14): Beobachtete Heterozygotie, über s Subpopulationen gewichtet (nach Nei 1987)

$$h_T = 1 - \sum_k \bar{x}_i^{\,2} = 1 - \sum_i^m \sum_k^s x_{ki} w_k$$

Heterozygotie des Gesamt-Genpools

Glchg. (15): Gewichtete Heterozygotie im Gesamt-Genpool der s Subpopulationen (nach Nei 1987)

Der Wichtungsfaktor ist

$$w_k = \frac{1}{s}$$

Glchg. (16): Wichtungsfaktor mit gleichem Gewicht der s Subpopulationen (nach Nei 1977a)

Man beachte, daß die von Nei (1977a) verwendete Wichtung m_i=1/s (gleiches Gewicht der einzelnen Subpopulationen) hier ersetzt wird durch den relativen Anteil der einzelnen Subpopulationen an dem Gesamtstichprobenumfang.

Anderenfalls ist

$$w_k = \frac{n_k}{n}$$

Glchg. (17): k-ter Stichprobengrößen-abhängiger Wichtungsfaktor der s Subpopulation (nach Black & Krafsur 1985)

mit n_k = Stichprobengröße der k-ten Subpopulation und n = Summe aller Stichprobenumfänge

$$n = \sum_k^s n_k$$

Glchg. (18): Summe der Stichprobengrößen der s Subpopulationen (nach Nei 1987)

über die Stichprobengröße einzelner Subpopulationen gewichtet.
Mittelt man diese auf nur einen Genlocus bezogenen F-Koeffizienten bei einer Analyse einer Mehrzahl polymorpher Loci l, so erhält man:

$$\bar{F}_{IS} = \frac{\bar{h}_S - \bar{h}_O}{\bar{h}_S} = \frac{H_S - H_O}{H_S}$$

Glchg. (19): Durchschnitts-F_{IS}-Koeffizient, über polymorphe Loci gemittelt (nach Nei 1987)

F_{IS} repräsentiert das mittlere Defizit an Heterozygoten in einer einzelnen Population (eigentlicher Inzuchtkoeffizient).

$$\bar{F}_{IT} = \frac{\bar{h}_T - \bar{h}_O}{\bar{h}_T} = \frac{H_T - H_O}{H_T}$$

Glchg. (20): Durchschnitts-F_{IT}-Koeffizient, über polymorphe Loci gemittelt (nach Nei 1987)

F_{IT} ist der absolute Inzuchtkoeffizient der Gesamtpopulation und beziffert das mittlere Defizit bestimmter, durch unterschiedliche Alleldifferenzierung in den Subpopulationen hervorgerufener Heterozygotenkombinationen im Gesamt-Genpool.

$$\bar{F}_{ST} = \frac{\bar{h}_T - \bar{h}_S}{\bar{h}_T} = \frac{H_T - H_S}{H_T}$$

Glchg. (21): Durchschnitts-F_{ST}-Fixierungskoeffizient, über polymorphe Loci gemittelt (nach Nei 1987)

F_{ST} ist das mittlere Maß der genetischen Differenzierung zwischen den Populationen.

Notierungen und Benennungen der verschiedenen F-Koeffizienten Im Folgenden werden die Notierungen der einzelnen Inzuchtkoeffizienten besprochen. Eine gute Hilfe zur sicheren Unterscheidung der jeweiligen Bedeutung eines bestimmten F-Koeffizienten mit wechselnder Indizierung bietet der Hinweis, daß die Indizes den Bezugsrahmen der Inzucht (bei den Inzuchtkoeffizienten F_{IS} und F_{IT}) bzw. der Variation (im Falle des Fixierungskoeffizienten F_{ST}) festlegen: Der erste Index bezieht sich auf die genetische Einheit, in der der Effekt gemessen wird. Der zweite Index setzt diesen dann in Relation zum übergeordneten Bezugsrahmen, innerhalb dessen die basale genetische Einheit variiert.

Besitzt ein Genort m Allele, so gibt es m verschiedene F_{IS}-Koeffizienten, um die Zahl der verschiedenen Homozygoten X_{ii} zu bestimmen. Die Anzahl r untersuchter Loci erfordern weiterhin eine Mittelung der einzelnen F-Koeffizienten. Ebenso lassen sich für jede Subpopulation eigene F-Koeffizienten zur vollständigen Charakterisierung der Genotypenverhältnisse errechnen.

Eine in sich schlüssige Benennung der unterschiedlichen F-Koeffizienten folgt den Vorschlägen Nei's (1987) und gliedert sich in Anlehnung an Swofford (1989) in

a) F-Koeffizienten für jede Subpopulation (Laufindex der Subpopulationen von k = 1 bis s; die Laufindizes werden für alle mathematischen Ableitungen und Formeln konsistent weiterverwendet.):

   F_{ISik} ist der F_{IS}-Koeffizient für das i-te Allel in der k-ten Subpopulation.

   F_{ISk} ist der gewichtete Durchschnitt aller F_{ISik}-Werte, gemittelt über alle Allele an einem Genlocus in der k-ten Subpopulation. Er faßt die von Allel zu Allel unter Umständen stark variierenden F_{ISik}-Koeffizienten in einem einzigen Wert zusammen.

b) F-Koeffizienten für einzelne Allele (Laufindex der verschiedenen Allele von i = 1 bis m):

   F_{ISi} ist der über alle Subpopulationen gewichtete Durchschnitt der F_{ISik}-Koeffizienten für das i-te Allel. Die Wichtungen (s. Kirby 1975) sind $x_k(1 - x_k)$, wobei x_k die Frequenz des i-ten Allels in der k-ten Subpopulation darstellt.

   Analog sind der F_{ITi}- und der F_{STi}-Koeffizient für das i-te Allel über s Subpopulationen definiert.

c) F-Koeffizienten für einzelne Loci:

   F_{IS}, F_{IT} und F_{ST} sind die gewichteten Mittel der F_{ISi}-, F_{ITi}- und F_{STi}-Werte über alle Allele i.

d) Mittelwerte der einzelnen F_{IS}-, F_{IT}- und F_{ST}-Werte über alle Loci r bekommen die Bezeichnung F_{IS}, F_{IT} und F_{ST}.

Konkurrierende Modelle zur genetischen Populationsstruktur

Trotz des einheitlichen Ziels der Theorie der hierarchischen Populationsanalyse, die genetische Variabilität auf allen Strukturebenen zu beschreiben, gibt es im populationsgenetischen Schrifttum drei konkurrierende Ansätze:

1) die erweiterte F-Statistik nach Wright (Wright 1978),

2) die Methode nach Nei (1973, 1977, 1978a, 1987), und

3) die Berechnungsmethode nach Weir & Cockerham (Cockerham 1969, 1973; Weir & Cockerham 1984).

Nachfolgend konzentriert sich die Besprechung lediglich auf Wright's Fixierungsindex F_{ST} (= Nei's Koeffizient der genetischen Diversität G_{ST}, = Weir & Cockerham's Θ).

In der neuesten Fassung seiner hierarchischen F-Statistik beschreibt Wright (1978) die genetische Populationsstruktur mit dem Parameter F_{ST} und kennzeichnet dieses Maß als die standardisierte Teilkomponente der genetischen Varianz zwischen Subpopulationen:

$$\bar{F}_{ST} = \frac{\sum_l \sum_i \sigma^2_{il}}{\sum_l \sum_i [\bar{x}_{il}(1-\bar{x}_{il})]}$$

Glchg. (22): Stand. genetische Varianzkomponente zwischen Subpopulationen $\bar{F}_{ST}$ (vgl. Rockwell & Barrowclough 1987)

Der Zähler ist die gemessene Varianz der Allelfrequenzen zwischen den Subpopulationen, und der Nenner wird als sogenannte Grenzvarianz bezeichnet, die maximale Varianz, welche erreicht werden kann, wenn alle Subpopulationen für verschiedene Allele fixiert wären (komplette Isolation; Wright 1965). Der F_{ST}-Koeffizient heißt wegen dieser Interpretation Fixierungsindex [fixation-index]. Unter diesem Namen wird er in der populationsgenetischen Literatur diskutiert. Die beobachtete genetische Varianz kann zusätzlich um die Komponente der Stichprobenvarianz korrigiert werden (Wright 1978):

$$\sigma^2_{li} = \frac{1}{s}[\sum_k x^2_{ikl} - s\bar{x}^2_{il}] - \frac{1}{s}\ \{ \sum_k [x_{ikl}(1-x_{ikl})/2n_{kl}]\}$$

Glchg. (23): Stichprobenkorrigierte Varianz der Allelfrequenzen zwischen s Subpopulationen (nach Rockwell & Barrowclough 1987)

mit n_{kl} = Individuen einer Subpopulation pro Locus und s = Zahl der Subpopulationen.

Die hierarchische F-Statistik in der Anwendung auf taxonomische Fragen Der Zusammenhang zwischen einer einfachen Populationsanalyse und einer hierarchischen F-Statistik, die zudem eine noch genauer zu beschreibende besondere Bedeutung bei taxonomischen Grenzfällen besitzt, läßt sich mit Porter (1990) so formulieren:

Geht man ausschließlich von einer einfachen Gliederung der zu untersuchenden Gesamtpopulation in Subpopulationen aus, so wird die genetische Differenzierung zwischen diesen mit dem Wright'schen Fixierungsindex F_{ST} für einen Locus angegeben als

$$F_{ST} = \frac{\sigma^2_{ST}}{x_T(1-x_T)}$$

Glchg. (24): Wright's einfacher Fixierungsindex F_{ST} für einen Locus in einer nicht hierarchisch strukturierten Gesamtpopulation (nach Wright 1978)

wobei x_T hier die durchschnittliche Frequenz des i-ten Allels in der Gesamtpopulation darstellt.

$$x_T = \sum_k x_{ik}/s = \bar{x}_i$$

Glchg. (25): Durchschnittliche Allelfrequenz des i-ten Allels in einer nicht strukturierten Gesamtpopulation T (nach Porter 1990)

Bei hierarchisch gestaffelter genetischer Organisation der Gesamtpopulation in c Gruppen (G), z. B. in verschiedene Subspezies, setzt sich die Varianz der Allelfrequenzen zwischen den Subpopulationen zusammen aus der Varianzkomponente innerhalb der Gruppen σ^2_{SG} und der Varianzkomponente zwischen den Gruppen σ^2_{GT} relativ zur Varianz der Gesamtpopulation:

$$F_{ST} = \frac{\sigma^2_{SG} + \sigma^2_{GT}}{x_T(1 - x_T)}$$

Glchg. (26): Wright's hierarch. Ein-Locus F_{ST} = Varianz der Allelfrequenzen zwischen s hierarchisch strukturierten Subpopulationen (nach Porter 1990)

Die durchschnittliche Frequenz eines Allels in der Gesamtpopulation x_T ergibt sich (bei gleicher Stichprobengröße in den c Gruppen und nur dann!) als Mittelwert der entsprechenden mittleren Frequenzen dieses Allels in den c Gruppen

$$x_T = \frac{1}{c} \sum x_G$$

Glchg. (27): Durchschnittliche Allelfrequenz des i-ten Allels in einer in c Gruppen unterteilte Gesamtpopulation T (nach Porter 1990)

so daß

$$F_{ST} = \frac{1}{c} \sum_G \left(\frac{\sigma^2_{SG}}{x_G(1-x_G)}\right) + \frac{\sigma^2_{GT}}{x_T(1-x_T)}$$

Glchg. (28): Wright's hierarch. F_{ST} = Varianz der Allelfrequenzen zwischen s hierarchisch in c Gruppen strukturierten Subpopulationen (nach Porter 1990)

Dieser Ausdruck läßt sich nun wieder mit Hilfe abgeleiteter F-Koeffizienten interpretieren und ist ein Maß für den Differenzierungsgrad zwischen hierarchisch geordneten Gruppen. Nach Umformung erhält man

$$F_{GT} = F_{ST} - \bar{\bar{F}}_{SG}$$

Glchg. (29): Differenzierungsgrad zwischen hierarchisch in Gruppen strukturierten Subpopulationen (nach Porter 1990)

Die relative Größe von F_{GT} läßt dezidierte Aussagen über das Ausmaß des Genflusses über reproduktive Barrieren hinweg zu. Als Diskussionsgrundlage dient dabei der über alle untersuchten Loci gemittelte F-Wert.

Die Wright'sche hierarchische Methode, in der Interpretation und Notierung nach Nei und ihrer Verwendung in der Taxonomie in der von Porter (1990) vorgeschlagenen Form, ist im Verband der unterschiedlichen Ansätze zur Beschreibung der Populationsstruktur deshalb herausragend, weil ihr ein überprüfbares populationsgenetisches Modell zugrundeliegt. Dieses Modell läßt zudem Aussagen über das Ausmaß des Genflusses zwischen den Populationen im Vergleich zur divergierenden Kraft der Gendrift zu (s.S. 63 ff).

Nei (1973, 1975) schlug neben der von ihm neu definierten Version der Wright'schen F-Statistik eine sich von jener nur in Nuancen unterscheidende weitere Methode vor. Mit diesem Ansatz kann man die genetische Variabilität in biologisch sinnvoller Weise als Grad der Gendiversität bzw. der durchschnittlichen Heterozygotie von Individuen und Populationen ausdrücken. Eine Analyse der Gendiversität in substrukturierten Populationsgruppen kann sich folgerichtig auf eine Teilkomponentenzerlegung der Variation der Allelfrequenzen in eine „zwischen-den-Populationen-Komponente" [interpopulational variance-component] und eine „innerhalb-der-Populationen-Komponente" [intrapopulational variance-component] (Nei 1975) stützen. Später wurde diese Methode so erweitert (Nei 1986; Chakraborty 1980), daß auch weitere Unterteilungen der Population auf zusätzlichen Ebenen beschreibbar wurden, womit diese Form der Analyse der Gendiversität ebenfalls einen hierarchischen Charakter bekam.

Während die eigentlichen Inzuchtkoeffizienten F_{IS} und F_{IT} der Wright'schen F-Statistik natürlich die Informationen über die Anteile der homo- und heterozygoten Genotypen benötigen, berücksichtigt der zur Beschreibung der genetischen Differenzierung evidente G_{ST}-Koeffizient nur Allelfrequenzen.

Nei (1973) nennt das Verhältnis G_{ST}

$$G_{ST} = \frac{h_T - h_S}{h_T} = \frac{D_{ST}}{h_T}$$

Glchg. (30): Koeffizient der genetischen Diversität (Nei 1973a)

den „Koeffizienten der genetischen Diversität" und den Zähler des Bruches D_{ST} die „Diversität zwischen Populationen". Da G_{ST} im Falle multipler Allele

das gewichtete Mittel von F_{STi} ist (Wright 1978), sind F_{ST} und G_{ST} – für einzelne Loci berechnet – identisch.

$$F_{ST} = \frac{\sum_{i=1}^{m} w_{iT} F_{STi}}{\sum_{i=1}^{m} w_{iT}} = \frac{\sum_i \bar{x}_i(1-\bar{x}_i)F_{ST_i}}{\sum_i \bar{x}_i(1-\bar{x}_i)} = G_{ST}$$

Glchg. (31): Koeffizient der genetischen Diversität G_{ST} für einen Genort (vgl. Hartl & Clark 1989)

Nei & Chesser (1983) und Nei (1987) präsentieren korrigierte Formeln zur modifizierten F-Statistik und zur Analyse der Gendiversität, welche Stichprobenfehler aufgrund kleiner und ungleicher Stichproben minimieren.

Die Weir & Cockerham-Methode ist vom statistischen Design geprägt und ist eine hierarchische multifaktorielle Varianzanalyse ([nested MANOVA], Weir 1990) der Allelfrequenzen. Diese Methode berücksichtigt gezielt neben der Möglichkeit, in die Berechnung sehr unterschiedliche Stichprobenumfänge an Individuen einfließen zu lassen ([statistical sampling], Weir 1990), gerade auch die Tatsache, daß die Subpopulationen wegen ihrer eigenständigen evolutiven Geschichte divergente Abweichungen der Allelfrequenzen und abgeleiteter Größen von dem hypothetischen Mittel einer einheitlichen Ahnenpopulation (als Voraussetzung in Wright's Insel-Modell) zeigen sollten ([genetic sampling], Weir 1990). Auf folgende wichtige Unterscheidung weisen Weir & Cockerham (1984) in diesem Zusammenhang hin: Wird der Inzuchtkoeffizient F in populationsgenetischen Modellen z. B. im Sinne Wright's definiert als Erwartungswert des Korrelationskoeffizienten, so stellt er einen Parameter dar. Er ist daher als modellinhärente Größe per definitionem frei von statistischen Fehlern. Wird er dagegen z. B. aus den Genotypenverteilungen einer Populationsgruppe abgeleitet und als Zahlenwert bestimmt, so ist er ein statistischer Schätzwert mit entsprechender Streuung.

Barton & Clark (1990) resümieren, daß alle drei Methoden mehr oder weniger ähnliche F-Werte liefern. Die wichtigste Fehlerquelle bei populationsgenetischen Analysen stelle damit nicht so sehr die angewandte Methode selbst dar, sondern sei vielmehr die Unsicherheit bezüglich einer verläßlichen Vorstellung von der realen Populationsstruktur.

Interpretation der „Inzuchtkoeffizienten" F_{IS} und F_{IT} Die drei F-Koeffizienten sind über die Beziehung (Wright 1943, 1951, 1965)

$$F_{ST} = \frac{F_{IT} - F_{IS}}{1 - F_{IS}}$$

Glchg. (32): Algebraischer Zusammenhang zwischen den F-Koeffizienten (Wright 1943, 1951, 1965)

miteinander verbunden; sie können daher Zahlenwerte zwischen minus Eins und Eins annehmen.

Der F_{IS}-Koeffizient Der F_{IS}-Koeffizient bezieht sich per definitionem auf die Ebene der Individuen (I) einer Subpopulation (S). Eine signifikante Abweichung F_{IS} von Null bedeutet eine Verletzung der Annahme einer panmiktischen Population. Ist $F_{IS} < 0$, so befinden sich in der Population mehr heterozygote Individuen als nach dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht erwartet. Weitere Gründe für negative Abweichung können z. B. durch solche speziellen Auszuchtsituationen [outbreeding depression] entstehen, wie sie durch den Eintrag von Fremdallelen infolge Hybridisierung zu beobachten ist, welche gemäß Definition bei unterschiedlicher genetischer Differenzierung der Elternpopulationen zu hybriden Heterozygoten führen muß.

In Bezug auf bestimmte Paarungssysteme würde ein negativer F_{IS}-Wert die systematische Vermeidung von Paarungen genetisch gleicher bzw. „blutsverwandter" Tiere bedeuten ([assortative mating], Wright 1965: Der Inzuchteffekt bezieht sich hier allerdings nur auf ein bestimmtes Gen, für das es ein assortatives Paarungsverhalten gibt; entsprechend ist nur ein einziger F_{ISi}-Wert von Bedeutung). Der Zusammenhang zwischen $F_{IS} < 0$ und der signifikanten Erhöhung des Heterozygotiegrades wird somit unmittelbar einleuchtend. Beide Parameter können demnach zu einer ersten Bestätigung von Gendiffusionen zwischen differenzierten Populationsgruppen in geographischen Kontaktzonen gemeinsam herangezogen werden.

Positive Werte von F_{IS} können durch eine Reihe von Gründen hervorgerufen werden. Der Hauptgrund, der zu der Bezeichnung von F_{IS} als dem eigentlichen Inzuchtkoeffizienten geführt hat und zu einem Überschuß an Homozygoten führt ($F_{IS} > 0$), ist als „Wahlund-Effekt" (s.o.) bekannt; in Form der F-Statistiken in Anwendung auf höhere Hierarchieebenen der Populationsstruktur ist er bereits ausführlich beschrieben worden. Auf der Strukturebene einzelner Populationen tritt dieser Effekt immer dann auf, wenn es innerhalb der Population deutlich differenzierte Paarungseinheiten aufgrund einer bestimmten Form des Fortpflanzungssystem, z. B. Großfamilien, Deme etc. gibt. Unterscheiden sich diese Einheiten durch ihre Allelfrequenzen voneinander, so ergibt sich wegen der einer Mittelwertbildung gleichkommenden Erfassung der Allelfrequenzen über die unbekannten Untereinheiten in einer Zufallsstichprobe ein Überschuß an Homozygoten bei der Berechnung der Hardy-Weinberg-Genotypenverteilung. Der analoge Schluß ist richtig bei zeitlicher Inhomogenität und/oder räumlicher Differenzierung.

Die Ursache solcherart positiver F_{IS}-Werte liegt oftmals in der vornehmlichen Paarung verwandter Individuen in Abstammungslinien (eigentliche Inzucht [inbreeding]; Wright 1965). Vergleichbare Verhältnisse, die ebenfalls Inzuchtwirkungen haben, treten zwangsläufig in kleinen Populationen auf, da die Wahrscheinlichkeit für die Paarung autozygoter Individuen, d. h. Träger abstammungsidentischer Allele, durch die begrenzte Zahl der Paarungspartner erhöht ist.

Für den speziellen Fall $F_{IS} = F_{IT} = F_{ST} = 0$ gilt, daß auf allen Organisationsebenen panmiktische Verhältnisse herrschen, und es keine genetische Differenzierung gibt.

Der F_{IT}-Koeffizient Die Interpretation des F_{IT}-Koeffizienten (Wright 1965) kann am besten über die umgeformte Beziehung deutlich gemacht werden: Der durchschnittliche, absolute individuelle Inzuchtkoeffizient F_{IT} setzt sich aus zwei Komponenten zusammen, dem Anteil der unterschiedlichen Differenzierungen zwischen den Subpopulationen und dem verbleibenden Teil der um die jeweils durch Inzucht reduzierten Restvariabilität der einzelnen Subpopulationen (D). Man kann nun bezüglich der möglichen Werte, die F_{IT} annehmen kann, folgende Fälle unterscheiden:

Gibt es keine Differenzierung ($F_{ST} = 0$) in den Allelfrequenzen zwischen den Untereinheiten D, ist $F_{IT} = F_{IS}$.

Wenn die Untereinheiten panmiktisch und isoliert ($F_{IS} = 0$), sowie unterschiedlich differenziert ($F_{ST} > 0$) sind, ist F_{IT} notwendigerweise positiv und $F_{IT} = F_{ST}$. Ist die gesamte Population (T) eine große panmiktische Einheit, ist $F_{IT} = 0$.

Im entgegengesetzten Fall, wenn sich also die Untereinheiten aus inzüchtenden Individuen zusammensetzen, sind die Gleichgewichtswerte für F_{IS}, F_{IT} und F_{ST} gleich Eins.

Statistische Verläßlichkeit der F-Werte Die Streuung der gemittelten F-Werte läßt sich leicht, unabhängig von der angewandten Methode, über eine universelle statistische Methode, die sogenannte „Jackknife-Prozedur" berechnen (Efron 1982, Miller 1974, Yang & Robinson 1986), die sich besonders gut zur Schätzung solcher als Verhältniszahlen definierter Koeffizienten wie die F-Koeffizienten eignet. Hierbei wird die Berechnung desselben F-Koeffizienten so oft durchgeführt, wie es polymorphe Loci zu seiner Berechnung gibt, unter der Fortlassung jeweils eines anderen Genlocus in fortlaufender Wiederholung dieser Berechnungsfolge. Bei einer Zahl von r polymorphen Loci entstehen bei der Berechnung von F, basierend auf r-1 verschiedenen Datensätzen, r sogenannte „Pseudowerte" für F, deren Mittelwert nun ein besserer Schätzer für F ist und dessen Varianz in der üblichen Definition als Summe aller Abweichungsquadrate vom Mittelwert im Verhältnis zum Stichprobenumfang gebildet wird.

Beschreibung der in der vorliegenden Untersuchung angewandten Methoden zur F-Statistik

In der vorliegenden Untersuchung wird Wright's hierarchische Populationsstrukturanalyse in der erweiterten Form auf mehrere Loci mit multipler Allelie angewendet. Das von Kirby (1975) empfohlene allgemeine Wichtungsschema zur Berechnung aller in Frage kommenden F-Werte der verschiedenen genetischen Organisationsstufen wird durchgehend eingehalten.

Die Notation der F-Koeffizienten richtet sich nach Nei (1987), wie auch seine biologische Interpretation der F-Werte als Verhältnis zwischen beobachteten Genotypenverhältnissen zu solchen unter Hardy-Weinberg-Gleichgewichten übernommen wird.

Die taxonomischen Hierarchieebenen bestehen aus einzelnen Populationen und Populationsgruppen, verschiedenen Subspezies und den drei Semispezies

Tab. 4: Nicht-hierarchische, summarische F-Statistik des *Z. transalpina*-Komplexes
In die Mittelwertberechnungen der F-Werte gehen wahlweise 19 *angelicae*- (incl. Stichprobe GAM) und 16 *hippocrepidis*-Populationen (incl. Stichprobe GAM) ein. Gemittelt wird über 16 bzw. 13 (ohne die Loci Mpi, 6Pgdh und Me) polymorphe Loci. Alle F-Werte sind mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $P < 0{,}01$ signifikant. F_{ST}* ist der Strichproben-korrigierte F_{ST}-Wert. Weitere Erläuterungen im Text.

Art	*Z. angelicae* (ohne GAM)		*Z. angelicae* (incl. GAM)		*Z. hippo.* (ohne GAM)		*Z. hippo.* (incl. GAM)	
Loci	F_{ST}	F_{ST}^*	F_{ST}	F_{ST}^*	F_{ST}	F_{ST}^*	F_{ST}	F_{ST}^*
PGI	0,048	0,031	0,083	0,068	0,144	0,13	0,164	0,151
PGM	0,083	0,067	0,105	0,09	0,282	0,269	0,265	0,253
HK	0,247	0,232	0,248	0,234	0,076	0,06	0,077	0,061
MDH-1	0,149	0,133	0,164	0,148	0,072	0,052	0,067	0,048
MDH-2	0,092	0,076	0,162	0,148	0,125	0,11	0,128	0,114
GOT-1	0,098	0,08	0,095	0,077	0,094	0,077	0,089	0,073
GOT-2	0,226	0,21	0,227	0,21	0,025	0,016	0,025	0,016
GPT	0,05	0,033	0,048	0,031	0,155	0,139	0,159	0,144
MPI	0,115	0,091	0,11	0,087	0,26	0,242	0,247	0,231
ACON1	0,09	0,073	0,111	0,095	0,515	0,505	0,487	0,477
ACON2	0,154	0,135	0,147	0,129	0,321	0,304	0,318	0,302
6PGDH	0,232	0,213	0,357	0,344	0,733	0,728	0,635	0,63
IDH-1	0,063	0,046	0,089	0,073	0,081	0,066	0,117	0,104
IDH-2	0,038	0,019	0,038	0,019	0,022	0	0,022	0
ME	0,177	0,163	0,227	0,215	0,152	0,142	0,256	0,248
TPI	0,14	0,088	0,124	0,082	0,03	0,006	0,052	0,035
$\bar{F}_{ST}$ [16 L.]	0,116	0,098	0,135 ± ,005	0,118	0,254	0,239	0,249 ± 0,01	0,235
$\bar{F}_{ST}$ [13 L.]	0,11	0,093	0,125	0,109	0,231	0,216	0,227	0,213

des Superspezies-Komplexes als Gesamtgenpool. Die hierarchische Zuordnung der Populationen zu diesen genetischen Einheiten zeigt Tab.1.

In den Tabellen 13 und 14 im Anhang sowie 4 und 5 werden die über einzelne/alle Allele in ausgewählten Populationen gemittelten Inzuchtkoeffizienten (F_{ISik} und F_{ISk}), die über alle Populationen gemittelten F-Werte (F(i) und

F), sowie die über einzelne und alle polymorphen Loci gemittelten F_{ST}-Werte, in der einfachen und hierarchischen Berechnung mit dem *transalpina*-Komplex als Gesamtgenpool und getrennt für die beiden Semispezies *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* aufgeführt. Aussagen über einzelne Populationen werden nur in bestimmten Fällen angestrebt.

Der Fixierungsindex F_{ST} überschätzt in dieser Form als über alle Allele der polymorphen Loci gewichtetes Mittel, bei dem er um die Varianz der unterschiedlichen Stichprobengrößen korrigiert ist, die tatsächliche Differenzierung der Populationen. Deshalb entspricht er nicht Nei's Koeffizient der genetischen Diversität G_{ST}. Letzterer ist im Vergleich zu F_{ST} für die Diversität im Gesamt-Genpool gesondert aufgeführt (s. Tab.13 im Anhang). – Die teilweise zu den F-Werten angegebenen Varianzen sind „Jackknife"-Varianzen.

Tab. 5: Hierarchische F-Statistik und Bewertung des Ausmaßes des Genfluß

Die Berechnung der Fixierungskoeffizienten ist Stichproben-korrigiert ($\triangleq F^*_{ST}$). Die Werte sind mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $P < 0{,}01$ signifikant. Die angegebenen Fixierungskoeffizienten stellen über polymorphe Loci gemittelte Werte dar; das Zeichen für Mittelwertbildung $\{\bar{\ }\}$ ist wegen vereinfachter Notation weggelassen.

***Zygaena transalpina* - Komplex** (36 Pop.)			Berechnungsgrundlage: alle 16 polymorphen Loci			Berechnungsgrundlage: 13 Loci, ohne Mpi, 6Pgdh und Me		
Hierarchie-Ebene X	**Hierarchie-Ebene Y**	**Notierung**	**F_{XY}**	**$N_e m$**	**Bewertung**	**F_{XY}**	**$N_e m$**	**Bewertung**
Population	Subspezies	F_{SG}	0,103	2,177	Genfluß	0,09	2,528	Genfluß
Subspezies	Semispezies	F_{GT}	0,119	1,851	Genfluß	0,114	1,943	Genfluß
Semispezies	Superspezies	F_{GT}	0,264	0,697	Genfluß	0,213	0,924	Genfluß
Population	Semispezies	F_{SG}	0,21	0,94	Genfluß	0,194	1,039	Genfluß
Population	Superspezies	F_{ST}	0,419	0,347	reprod. Barr.	0,366	0,433	reprod. Barr.
Subspezies	Superspezies	F_{GT}	0,352	0,46	reprod. Barr.	0,303	0,475	reprod. Barr.

Semispezies: *Zygaena angelicae* (19 Pop.)								
Hierarchie-Ebene X	Hierarchie-Ebene Y	Notierung	F_{XY}	$N_e m$	Bewertung	F_{XY}	Nem	Bewertung
Population	Subspezies	F_{SG}	0,116	1,905	Genfluß	0,092	2,467	Genfluß
Population	Semispezies	F_{ST}	0,135	1,602	Genfluß	0,116	1,905	Genfluß
Subspezies	Semispezies	F_{GT}	0,022	11,114	panmiktisch	0,026	9,365	panmiktisch

Semispezies: *Zygaena hippocrepidis* (15 + 2 *transalpina*-Pop.)								
Hierarchie-Ebene X	Hierarchie-Ebene Y	Notierung	F_{XY}	$N_e m$	Bewertung	F_{XY}	$N_e m$	Bewertung
Poulation	Subspezies	F_{SG}	0,075	3,083	Genfluß	0,079	2,915	Genfluß
Population	Semispezies	F_{ST}	0,249	0,754	Genfluß	0,254	0,734	Genfluß
Subspezies	Semispezies	F_{GT}	0,188	1,08	Genfluß	0,19	1,066	Genfluß

***Zygaena transalpina* - Komplex** (36 Pop.)

Berechnungsgrundlage: alle 16 polymorphen Loci

Berechnungsgrundlage: 13 Loci, ohne Mpi, 6Pgdh und Me

nicht berechnet!

Tab 5. (Fortsetzung)

Sekundäre Kontaktzone Region Mainfranken: Berechnungsgrundlage sind 8 Populationen

1. Stichprobe Gambach (GAM) als *angelicae*-Population gewertet!

Hierarchie-Ebene X	Hierarchie-Ebene Y	Notierung	F_{XY}	Nem	Bewertung
Population	Semispezies	F_{SG}	0,146	1,462	Genfluß
Population	Superspezies	F_{ST}	0,392	0,388	reprod. Barr.
Semispezies	Superspezies	F_{GT}	0,288	0,618	sehr geringer Genfluß

2. Stichprobe Gambach (GAM) als *angelicae*-Population gewertet!

Hierarchie-Ebene X	Hierarchie-Ebene Y	Notierung	F_{XY}	Nem	Bewertung
Population	Semispezies	F_{SG}	0,116	1,905	Genfluß
Population	Superspezies	F_{ST}	0,392	0,388	reprod. Barr.
Semispezies	Superspezies	F_{GT}	0,312	0,551	sehr geringer Genfluß

3. Berechnungsgrundlage sind 7 Populationen, Stichprobe Gambach (GAM) fortgelassen

Hierarchie-Ebene X	Hierarchie-Ebene Y	Notierung	F_{XY}	Nem	Bewertung
Population	Semispezies	F_{SG}	0,062	3,782	Genfluß
Population	Superspezies	F_{ST}	0,446	0,311	reprod. Barr.
Semispezies	Superspezies	F_{GT}	0,41	0,36	reprod. Barr.

Sekundäre Kontaktzone im Altmühltal: Berechnungsgrundlage sind insgesamt 20 verschiedene *angelicae*- und *hippocrepidis*- Populationen.

Hierarchie-Ebene X	Hierarchie-Ebene Y	Notierung	F_{XY}	Nem	Bewertung
Population	Semispezies	F_{SG}	0,073	3,175	Genfluß
Population	Superspezies	F_{ST}	0,363	0,439	reprod. Barr.
Semispezies	Superspezies	F_{GT}	0,313	0,549	sehr geringer Genfluß

Signifikanzen für die F-Koeffizienten bestimmter Populationen sind mit dem χ^2-Test bestimmt; auf einen zeitaufwendigen sequentiellen Bonferroni-Test (s.S. 78) wurde wegen der sehr hohen Zahlenwerte der F-Koeffizienten verzichtet (vgl. dazu Rice 1989); für eine Tabelle mit k Testfällen ist die Variable $\varepsilon = \Sigma(F_{IS}/[s.d.])/\sqrt{kN(0,1)}$ -normalverteilt, mit [s.d.] als „Jackknife"-Standardabweichung (Borsa et al. 1991).

In allen Fällen, in welchen Unterschiede der ermittelten F-Werte zwischen Populationen gleicher genetischer Einheiten gezeigt werden sollen, werden einfache t-Tests paarweise abhängiger Stichproben angewendet (Nei 1987).

Genetische Abstände und fortgeschrittene numerisch-phänetische Methoden

Eine der vorrangigsten Aufgaben der Populationsgenetik liegt in dem Bestreben, verschiedene Genpools miteinander zu vergleichen; sei es der Vergleich zwischen verschiedenen Populationen, Demen innerhalb von Populationen, Populationsgruppen – kurz: zwischen allen denkbaren Partitionen des genetischen Materials auf seinen unterschiedlichen Organisationsstufen. Es stellt sich die Frage, inwiefern sich verschiedene Genpools voneinander unterscheiden und in welchem Ausmaß. Die Antworten auf diese Fragen haben immer den Charakter von Ähnlichkeitsaussagen. Das Ausmaß der genetischen Ähnlichkeit kann darüberhinaus wichtige Anhaltspunkte liefern, wie sich die vorgefundene genetische Divergenz auf unterschiedliche Hierarchieniveaus verteilt (s.S. 59 f), was nach der Vorstellung der Vertreter der numerischen Taxonomie (s. Sneath & Sokal 1973) taxonomische Konsequenzen in sich birgt, oder ob es Übergänge zwischen Divergenzgraden gibt, die sich nicht ohne weiteres in strenge Hierarchien bringen lassen (z. B. klinale Variation). Diese Verhältnisse können nicht-hierarchische Ordnungsmethoden (s.S. 61) besser verdeutlichen (Lessa 1990).

Rogers' und Nei's genetische Abstände und ihre Varianzen

Die Literatur zu den verschiedenen Möglichkeiten, genetische Abstände zu formulieren, ist sehr umfangreich, und es können hier nicht alle genetischen Abstandsmaße vorgestellt werden; in einer unvollständigen Auswahl seien die Arbeiten von Hedrick (1971) und Thorpe (1979) erwähnt, und eine gute Übersicht bieten die Symposiumsbände „Genetic Structure of Populations" (Morton 1973) und „Genetic Distance" (Crow & Denniston 1974). Zu den wichtigeren Neuentwicklungen zählen neben den unten näher diskutierten genetischen Abständen von Nei und Rogers (s.a. Übersicht bei Rogers 1991) der modifizierte genetische Abstand D^* von Hillis (Hillis 1984; Tomiuk & Graur 1988), und der besonders auf mit Allozymdaten konstruierte phylogenetische Bäume abgestellte D_2 von Krimbas & Sourdis (1987).

Die Vielzahl genetischer Distanzmaße läßt sich generell einer von zwei Klassen zuordnen: In die erste Gruppe fallen solche Maße, die – ähnlich geometrischen Abständen – genetische Unterschiede, welche auf der Menge unterschiedlicher Allelfrequenzverteilungen der untersuchten Populationen basieren, auf einen Zahlenwert, den Distanzwert, reduzieren. Ein wichtiger Vertreter dieser Gruppe ist Rogers' genetischer Abstand D_R (1972). Faßt man die Populationen als Raumpunkte in einem m-dimensionalen Raum auf, der von m Allelen – gekennzeichnet durch die Allelfrequenzvektoren in den Populationen – aufgespannt wird, so ist Rogers' genetischer Abstand der Euklidische Abstand zwischen den Punktepaaren. Diese geometrische Definition im Euklidischen Raum läßt Rogers' D_R als metrisches Maß gelten, d. h. er genügt den folgenden drei Bedingungen:

Gegeben seien 3 Punkte P, Q und R und deren Abstände d voneinander; für diese gilt:

1. Die Distanzen sind nicht negativ.
2. Die Distanzen sind symmetrisch.

3. Die Distanzen erfüllen die sogenannte Dreiecksungleichung $d_{PQ} + d_{QR} \geq d_{PR}$.

Genetische Distanzmatrizen, die Rogers' Abstandskoeffizienten enthalten, sind wegen ihrer geometrischen Definition besonders zur graphischen Darstellung mit Hilfe von Ordinationsmethoden, wie z. B. der Multidimensionalen Skalierung (s.u.) geeignet. Nachteile solcher Abstandsmaße erwachsen allerdings vor allem aus dem Umstand, daß eine biologisch sinnvolle Interpretation der Abstandswerte nicht immer möglich ist. Eine wünschenswerte Eigenschaft genetischer Abstände ist neben Datenreduktion und der Möglichkeit, genetische Unterschiede darzustellen, ihr Bezug zu der evolutionären Geschichte der untersuchten Populationen. Dieser Bezug kann von einer detaillierten Abbildung der genetischen Muster lokaler Populationen bis zu einer Klassifikation einer Gruppe verwandter Arten auf der Basis genetischer Abstände, die einen Teilaspekt der Phylogenie dieser Gruppe widerspiegeln, reichen.

Zu dieser zweiten Klasse genetischer Abstände mit einer (unter bestimmten Annahmen) eindeutig definierten biologischen Bedeutung gehört der standardisierte genetische Abstand D von Nei (1972), dessen Zuschnitt auf enzymelektrophoretische Daten ihn zu dem am häufigsten genutzten genetischen Abstandsmaß hat werden lassen. Nei's D bzw. I (s.u.) kombiniert in einem Wert die Informationen über Unterschiede in der Anzahl und den Frequenzen der Allele zwischen den verglichenen Populationen. Diese Unterschiede können dann auf die genetische Divergenz zwischen zwei Taxa auf das Niveau der Basensubstitutionen (Codons) bezogen werden; so bedeutet ein D-Wert zwischen zwei Taxa von 0.28, daß sich zwischen ihnen im Schnitt 1/28 $\sim$ 33% aller Genloci im Laufe der Evolution divergent verändert haben. Die Vorteile von Nei's D liegen in seiner linearen Beziehung zur Zeit, da er sich als Maß zur Messung von Codonaustauschen unter der Bedingung konstanter Evolutionsraten der Allozyme proportional zur evolutionären Zeitspanne verhält: $D = -\log_e I = 2^{\alpha t}$, mit einem α für elektrophoretisch ermittelte Basensubstitutionen von 10^{-7} pro Locus pro Jahr. Damit ist die Divergenzzeit zwischen Populationen oder Arten gleich $t = 5x10^6 D$.

Alle Informationen aus den paarweise zwischen Populationen berechneten genetischen Abständen werden in sog. genetischen Distanzmatrizen zusammengefaßt (vgl. Hille & Naumann 1992).

Nei's genetische Distanz D zwischen zwei Populationen X und Y ist unter folgenden Annahmen wie folgt definiert:

1) Die Populationen X und Y befinden sich im genetischen Gleichgewicht, ohne den störenden Einflüssen von Mutation, Selektion und Gendrift ausgesetzt zu sein.

2) Gegeben seien

   r = Zahl der Genloci in der Stichprobe

   m = Zahl der Allele am l-ten Genlocus

   x_i = Frequenz des i-ten Allels in der Population X

   y_i = Frequenz des i-ten Allels in der Population Y.

Dann ist

$$D_{XY} = -\ln I_{XY} = -\ln \left[\frac{\sum_{l=1}^{r} \sum_{i=1}^{m} x_{il} y_{il}}{\sqrt{\sum_l \sum_m x_{il}^2 \sum_l \sum_m y_{il}^2}} \right]$$

Glchg. (33): Standardisierter genetischer Abstand nach Nei (1972)

oder als Schätzwert Ď mit der Korrektur für kleine und ungleiche Stichprobengrößen (Nei 1978a)

$$\hat{D}_{XY} = -\ln \hat{I}_{XY}$$

$$= -\ln \left[\frac{(2n-1) \sum_{l=1}^{r} \sum_{i=1}^{m} \hat{x}_{il} \hat{y}_{il}}{\sqrt{\sum_l (2n \sum_m \hat{x}_{il}^2 - 1) \sum_l (2n \sum_m \hat{y}_{il}^2 - 1)}} \right]$$

Glchg. (34): Nei's standardisierter genetischer Abstand D für kleine und ungleiche Stichprobengrößen (Nei 1978a)

Die genetische Identität I läßt sich als das Verhältnis veranschaulichen, welches die Wahrscheinlichkeiten für den Zug identischer (hier strukturidentischer, nicht abstammungsgleicher, s.S. 42) Allele zwischen Populationen zu solchen innerhalb der Populationen ausdrückt. Dementsprechend schwankt der Identitätswert zwischen 0 und 1, der Wert D folglich zwischen 0 und einer offenen Obergrenze.

Varianzen für paarweise berechnete genetische Abstände lassen sich nur unter großem Rechenaufwand und daher meist computergestützt berechnen. Nei & Roychoudhury (1974) und Nei (1978) konnten mit Hilfe der sogenannten Delta-Methode (s. Weir 1990), einer Taylor-Reihenentwicklung derjenigen Funktion (hier D) mit multinomial verteilten Frequenzen, für die Varianzen gefunden werden sollen, entsprechende Formeln herleiten; da sie komplizierte gemischte gebrochen-rationale Summenterme aus Varianzen und Kovarianzen der mittleren Heterozygotie der paarweise verglichenen Populationen erhalten, werden sie hier nicht gesondert aufgeführt, sondern es wird nur auf obige Literaturquelle verwiesen. Eine Alternative zur Berechnung der Varianzen bietet eine „Jackknife-Prozedur" (Mueller 1979) über

einzelne Loci (zur Methode s.u.). Die ermittelten Varianzen dieser Prozedur für D sind kleiner als diejenigen der von Nei angewandten Delta-Methode (Katz 1988, 1989). Statistische Unsicherheiten bei der Bestimmung der Varianz von D entstehen dann, wenn die Distanzwerte klein sind und ebenfalls kleine Stichprobengrößen zu ihrer Berechnung vorliegen. Für mittlere und große Distanzwerte setzt sich die Varianz hauptsächlich aus der Interlocus-Varianz zusammen. Diese Einflüsse mindern die Verwendung des stichprobenkorrigierten D und die Einbeziehung möglichst vieler Genloci (in der Regel mehr als 30) in die Berechnungen.

UPGMA-Clustermethode zur hierarchischen Umsetzung genetischer Abstände und Abschätzung der Varianz der Astlängen im Phänogramm

Die Matrizen paarweiser genetischer Abstände werden anschließend agglomerativen (= zusammenfassenden) Clustermethoden (s. Sneath & Sokal 1973) unterworfen, die auch Distanzmatrizen-Methoden bei der Rekonstruktion sog. phylogenetischer Bäume genannt werden (Nei 1987, Weir 1990, Swofford & Ohlsen 1990). Der bei Distanzmatrizen-Methoden meist verwandte Cluster-Algorithmus ist der UPGMA-Algorithmus [unweighted pair-group method using an arithmetic average], der die Objekte (= [operational taxonomic units OTUs] = Populationen) aufgrund ihrer Ähnlichkeit, ausgedrückt als genetische Distanz D oder Identität I, zu hierarchisch organisierten Gruppen (= Clustern) zusammenfaßt, indem er den Zwischen-Cluster-Abstand zwischen zwei Clustern als arithmetisches Mittel aller paarweise gebildeter Distanzen zwischen allen OTUs der beiden Cluster festlegt. Das Ergebnis dieses Fusionsalgorithmus läßt sich in Form eines sogenannten „Phänogramms" graphisch umsetzen (s. Abb.17), das bei phylogenetischen Untersuchungen mit Hilfe molekularbiologischer Techniken als „Phylogenetischer Baum (= Dendrogramm)" bezeichnet wird. Die Astlängen in einem, von UPGMA erstellten phylogenetischen Baum werden als relative evolutive Unterschiede, gemessen als Gensubstitutionen unter Annahme konstanter Evolutionsraten dieser Gene angesehen und stehen in direktem Bezug zur evolutiven Zeitachse (s.o.).

Ein großer Nachteil dieser Phänogramme blieb bisher der Umstand – ungeachtet der Tatsache, daß die Güte der Umsetzung der genetischen Abstände in entsprechende Astlängen des hierarchischen Dendrogramms mit Hilfe des kophänetischen Korrelationskoeffizienten (Sokal & Rohlf 1962, Farris 1969) überprüfbar ist, – daß die Menge signifikanter Verzweigungen, d. h. die Standardfehler einzelner Verzweigungsknoten auf bestimmten Ähnlichkeitsniveaus, bislang nicht anzugeben war.

Mueller & Ayala (1982) und Nei et al. (1985) schlugen daher parametrische Methoden vor, die speziell auf UPGMA-Cluster zugeschnitten sind, um die Varianzen der Verzeigungen zu bestimmen: Mueller & Ayala stützen sich auf „Jackknife"-Varianzen und „Jackknife"-Kovarianzen der genetischen Abstände, Nei et al. beziehen sich auf die Varianzen und Kovarianzen der Delta-Methode. Pamilo (1990) führt vergleichende Tests aus, mit deren Hilfe er die mit verschiedenen statistischen „Resampling"-Methoden (z. B. Jackknifing; Bootstrapping: Felsenstein 1985) errechneten Konfidenzintervalle für

die Verzweigungen in Clustern genetischer Abstände in Bezug auf die Stabilität der Phänogramme untersucht. Er stellt fest, daß die „Bootstrap-Methoden über einzelne Allele" gegenüber den „Varianzmethoden" (s.u.) leichte Vorteile bei der Bestimmung der Vertrauensbereiche für die Verzweigungen in den Cluster-Phänogrammen erzielt.

Im Prinzip errechnet sich bei den angesprochenen Varianzmethoden die Varianz eines Verzweigungsknoten in einem UPGMA-Dendrogramm, das z. B. in zwei OTUs verzweigt, als Varianz des halben Abstandes zwischen den OTUs.

Für den häufigsten Fall, daß die betreffenden Cluster jeweils mehrere OTUs enthalten – Cluster A enthält r und Cluster B enthält s OTUs –, errechnet sich der **mittlere Abstand** zwischen den beiden Clustern A und B aus den einzelnen „Zwischen-Cluster-Abständen" d_{jk} zwischen einzelnen j-ten OTUs in Cluster A und k-ten OTUs in Cluster B:

$$d_{AB} = \frac{\sum_{jk} d_{jk}}{rs}$$

Glchg. (35): Mittlerer Abstand zwischen zwei Clustern A und B (Nei et al. 1985)

Daher ist die Varianz des Abstandes der Cluster A und B ein Ausdruck, der sich aus r mal s Varianzen und entsprechenden rs (rs-1) Kovarianzen der Zwischen- und Innere-Cluster-Abstände aller j-ten und k-ten OTUs ergibt,

$$V(d_{AB}) = \frac{\sum V(d_{jk}) + \sum Kov(d_{jk}, d_{lm})}{(rs)^2}$$

Glchg. (36): Varianz des mittleren Abstandes zwischen den Clustern A und B (s. Nei et al. 1985)

wobei die Varianzen und Kovarianzen bereits durch die Berechnung der Varianzen der genetischen Abstände verfügbar sind und rechentechnisch zur Erstellung des Phänogramms übernommen werden können. Die Standardabweichungen der Verzweigungen werden im Phänogramm als schwarz schraffierte Balken kenntlich gemacht (s. Abb.17).

Nei's genetischer Abstand und Genfluß

In Frühstadien divergenter Evolution, in denen noch ein gewisses Maß an Genaustausch zwischen Populationen vorkommt, erreicht die genetische Identität I ein Gleichgewicht mit der sog. maximalen Migrationsrate m_{max} (s. Nei 1973). Dieses Gleichgewicht wird auf den Seiten 66 ff näher beschrieben.

Eine andere nützliche Anwendung im Zusammenhang mit der Abschätzung der maximalen Migrationsrate ist die Berechnung mittlerer genetischer Abstände zwischen Populationsgruppen einheitlichen taxonomischen Niveaus, also z. B. zwischen Populationen auf demselben Subspezies-Niveau oder vergleichbaren Populationsgruppen. Dieses Berechnungsverfahren ist vergleichbar mit der hierarchischen F-Statistik (vgl. S. 47 ff).

Die Werte für m_{max} können vor allem als Vergleichswerte zu den indirekt über genetische Verfahren geschätzten Genfluß-Parametern verstanden werden (s.u.).

Multidimensionale Skalierung (MDS)

Eine multivariate Methode der Ordination, die vor allem vielfältige Anwendung in den Sozialwissenschaften gefunden hat, ist die sogenannte Multidimensionale Skalierung (Kruskal & Wish 1978, Schiffman et al. 1981). Sie zeigt enge theoretische und praktische Beziehungen zu Clustermethoden. Die theoretischen Verbindungen beider Methoden fußen auf Verwendung von Ähnlichkeitsmatrizen als Daten-Inputs. Während mit der Clusteranalyse diese Ähnlichkeiten in einen hierarchischen Baum umgesetzt werden, führt die Multidimensionale Skalierung gewissermaßen wieder zurück zu multivariaten Daten – diese bilden im Falle der Clusteranalyse die Rohdaten zur Eingabe in den einleitenden Schritt der Berechnung der Ähnlichkeiten –, indem sie die Ähnlichkeiten von Objekten (= OTUs) als relative Lagebeziehungen zueinander in einem niedrigdimensionalen Raum darstellt (Kruskal 1977). Die gleichzeitige Anwendung von Clusteranalyse und Multidimensionaler Skalierung auf dieselben Ähnlichkeitsmatrizen nutzt den weitgehend komplementären Informationsinhalt der Methoden und umgeht dabei die jeweiligen Schwächen der beiden Methoden: Bekanntlich ergeben die Cluster in den höchsten Verzweigungen des Baumes, d. h. den Kleinclustern, meist vernünftige Gruppenbildungen (vgl. etwa die basalen Verknüpfungen der OTU's in phylogenetischen Bäumen, die auf Daten konservativer Proteine, z. B. von Cytochrom C, beruhen!).

Bei der iterativen Berechnung der räumlichen Konfiguration der einzelnen Objekte ändert sich bei der Multidimensionalen Skalierung im Zentrum der Anordnung die Position der Objekte – diese Anordnung korrespondiert mit den Kleinclustern der Clusteranalyse –, dagegen ändert sich an der Peripherie die relative Lage der Objekte zum Zentrum hin nicht, d. h. die Informationen über große Unähnlichkeiten bleiben erhalten. Hinzu kommt der entscheidende Vorteil, daß die Lagebeziehungen zwischen den Objekten – zumindest im zweidimensionalen Raum sinnvoll interpretierbar – direkt als Abbild der Beziehungen gelten können, beispielsweise als „direkt benachbart" oder „sich zwischen zwei Objekten befindend". Genau diese letztgenannte Interpretationsmöglichkeit macht die Multidimensionale Skalierung als Ergänzung zur Clusteranalyse in Studien zur geographischen Variabilität so tauglich, da sie de facto nicht bestehende Hierarchien, wie sie die Clusteranalyse methodenbedingt immer produzieren muß, z. B. bei klinaler Variation oder Übergangssituationen in Kontakt- oder Hybridisierungszonen, auflöst und gerade den Blick auf solche Situationen lenkt (s. Lessa 1990). Der praktische Vorteil einer kombinierten Anwendung beider multivariater Methoden besteht darüberhinaus in einer Visualisierung der Beziehungen zwischen den Objekten in Form einer „Landkarte mit räumlichen Abständen", in der die Objekte, die auch einem gemeinsamen Cluster angehören, eingerahmt werden können. Auf diese Weise wird aus beiden Anwendungen ein Optimum an Information erarbeitet.

Das rechnerische Verfahren der Multidimensionalen Skalierung ist schnell beschrieben (Manly 1986, Lessa 1990): Ausgegangen wird von einer Abstandsmatrix für s Objekte. Bei genetischen Analysen handelt es sich bei der Matrix um eine Abstandsmatrix paarweise berechneter genetischer Abstände zwischen s Populationen; dabei ist jede Population durch eine Menge von Beobachtungen (Merkmale) in t Dimensionen repräsentiert, wobei die Dimensionen in der vorliegender Untersuchung durch die Allelfrequenzen an r Loci festgelegt sind. Multidimensionales Skalieren reduziert nun ohne signifikanten Verlust an Auflösung diese Zahl der Dimensionen auf eine interpretierbare Zahl von 2 (eben-räumlich) oder 3 (kubisch-räumlich) bei der Herstellung der Darstellung der Lagebeziehungen zwischen den Objekten. Hierzu sind folgende Schritte nötig:

1. Eine beliebige Startkonfiguration für n Objekte in t Dimensionen wird vorgegeben in Form von Koordinate (x_1, x_2,.., x_t) in einem t-dimensionalen Raum.
2. Euklidische Abstände werden zwischen den Raumpunkten der Startkonfiguration berechnet und über eine verfahrensabhängige Regression mit den vorgegebenen Abständen der genetischen Abstandsmatrix verglichen.
3. Die Abweichungsfehler zwischen der Abstandsmatrix der beliebig gewählten Startkonfiguration und der genetischen Abstandsmatrix werden Disparitäten genannt, die es mit Hilfe einer Anpassungsstatistik zu minimieren gilt.
4. Diese Anpassungsfunktion heißt „Stressformel", weil sie den Grad der Verschiebungs- und Dehnungsanforderung an die Startkonfiguration angibt, wenn diese der Ausgangsmatrix optimal angepaßt werden soll.
5. Die Startkonfiguration wird nun solange in iterativen Schritten verändert, bis die Anpassung an die genetische Abstandsmatrix unter ein vorgegebenes Stressmaß nicht weiter möglich ist.

Diese so optimierte Konfiguration wird danach in einem ebenen oder räumlichen Koordinatenkreuz dargestellt und gilt als graphische Repräsentation der ursprünglichen Abstandsmatrix.

Obwohl die genetische Abstandsmatrix im günstigsten Falle ebenfalls einen metrischen Charakter haben sollte, also z. B. mit Rogers' genetischem Abstandsmaß erstellt werden sollte, konnte Lessa (1990) keine Unterschiede zwischen den Darstellungen multidimensionaler Skalierung feststellen, die auf Rogers' oder auf Nei's genetischem Abstand (der nicht-metrisch ist) beruhen. In der vorliegenden Untersuchung werden nur Nei's genetische Abstandsmatrizen multidimensional skaliert und graphisch dargestellt (s. Abb.18–20).

Populationsgenetische Methoden zur indirekten Messung des Genflusses

Der Mangel an zuverlässigen, in der Regel freilandökologischer Methoden zur Messung des Genflusses behindert in starkem Maße die Bemühungen, die Wirkung des Genflusses als kohäsive genetische Kraft zwischen Populationen, wie sie insbesondere von Mayr (1942, 1963, 1984) als dynamisches Strukturmerkmal der genetischen Organisation von Arten diskutiert wird, zu zeigen. Eine ausführliche Diskussion der Begriffsinhalte der verwandten Begriffe „Dispersal" und „Migration" sowie eine Definition für „Genfluß" liefert Endler (1977): „Gene flow may be defined as the movement of genes and gene complexes into, and their establishment in, allochtonous gene pools.

Gene flow must be distinguished from migration and dispersal, neither migration nor dispersal necessarily leads to entry of genes or gene arrangements in a given gene pool.“

Als Folge der Fülle enzymelektrophoretischer Studien entwickelten sich sogenannte indirekte Methoden zur Messung des Genflusses (Nei 1975, Slatkin 1985, Rockwell & Barrowclough 1987). Bei der Beschreibung der geographischen Variationsanalyse (s.S. 67 ff) werden neuartige quantitative Verfahren diskutiert, die räumliche Autokorrelationsanalyse und der Mantel-Test, welche in besonderem Maße den Umstand berücksichtigen, daß Genfluß als kohäsive Kraft zwischen Populationen selbst immer an räumliche Strukturen (Genfluß-Korridore) und geographische Richtungen (historische Ausbreitungsrichtungen und rezente Besiedlungstendenzen) gebunden ist, welche die genetische Zusammensetzung dieser sich wechselseitig beeinflussenden Populationen kanalisieren. Versteht man unter Genfluß hier vereinfachend eine Form von Migration als Mechanismus dafür, daß durch die Wanderung einzelner Individuen zwischen Populationen Gene ausgetauscht und aufgenommen werden, so erlauben diese Methoden die Abschätzung der sogenannten Genfluß-Parameter N_em bzw. N_Bm.

Ersterer ist das Produkt aus der effektiven Populationsgröße N_e in Populationen mit lokalen Demen und der Genfluß(= Migrations)rate m, letzterer das Produkt aus m und der sogenannten „Nachbarschaftsgröße“ [neighbourhood size] N_B in Populationen mit kontinuierlicher Verbreitung (Isolation-durch-Entfernung; 2D, 3D-Trittstein-Modelle). Barton & Clark (1990) geben zu bedenken, daß bei Populationsmodellen mit diskreten Untereinheiten der Genfluß-Parameter $M = N_em$ die absolute Zahl ausgetauschter Gene (oder Individuen) angibt und nicht zu verwechseln ist mit der Genflußrate m; sie ist die Wahrscheinlichkeit dafür, daß ein beliebiges Individuum einer Subpopulation ein Migrant ist oder anders formuliert, der Anteil eines Demes, der in jeder Generation durch Migranten ersetzt wird; m ist damit eine Verhältniszahl.

Ebenso stellt in kontinuierlichen Populationsmodellen [isolation-by-distance; 2D-stepping-stone] die „genetische“ Nachbarschaftsgröße N_B anschaulich alle Individuen dar, die aufgrund ihres Ausbreitungspotentials bei Annahme normalverteilten Dispersionsverhaltens (= Dispersals) als mögliche Eltern eines Individuums in Frage kommen. Der Radius dieses wahrscheinlichen Raumsegmentes, aus dem beide Gameten eines Individuums abstammen, und in dem folglich in Annäherung Panmixie herrscht, ist die sogenannte Varianz des Eltern-Nachkommen-Dispersals [mean square displacement] σ^2: das Abstraktum der einfach gemessenen Entfernung zwischen dem Geburtsort und dem Ort der Fortpflanzung, gewissermaßen die durchschnittliche Dispersionsfähigkeit der Population pro Generation. Somit ist N_B ebenfalls eine Art effektiver Populationsgröße, eine Absolutzahl, und σ^2 entspricht einer Rate, vergleichbar der „Diffusionsrate von Genen“.

Genfluß neutraler Allele im Insel-Modell nach Wright (1978)

Die erste Methode leitet aus dem Fixierungskoeffizienten F_{ST} der Wright'schen F-Statistik einen unmittelbaren Schätzwert für das Ausmaß des

Genflusses ab, unter der Annahme, daß bestimmte Rahmenbedingungen des sogenannten „Insel-Modells“ [island model] der räumlichen Populationsstruktur erfüllt sind: Im einfachen Insel-Modell (Wright 1978) oder dem n-fachen Inselmodell (Slatkin 1985) tritt Migration zufallsverteilt innerhalb einer Gruppe kleiner Populationen mit gleicher Migrationsrate zwischen allen (n) Populationen auf (s. Abb.11). Für das Insel-Modell im Zustand des Fließgleichgewichtes, d. h. bei einer Balance zwischen Änderung der Allelfrequenzen durch Gendrift in kleinen, teilisolierten Populationen und dem ihre Allelfrequenz-Verteilungen angleichenden Einfluß des Genflusses zwischen den Populationen, gilt nach Wright (1931) die Näherungsformel

$$N_e m_{ST} = (1 / F_{ST} - 1) / 4$$

Glchg. (37): Genfluß neutraler Allele im Inselmodell (s. Wright 1931)

welche den Zusammenhang zwischen dem Ausmaß des Genflusses und der Größe der genetischen Differenzierung wiedergibt. Diese Näherungsformel gilt, bei Einfügung geringfügiger Korrekturterme, ebenso für das „Isolation-durch-Entfernung-“ und das „zweidimensionale Trittstein“-Modell der räumlichen Populationsstruktur (Slatkin & Barton 1989); z. B. entsprechen etwa 1,2 bis 2 Migranten zwischen benachbarten Populationen im 2D-Trittstein-Modell einem migrierenden Individuum im Insel-Modell (Crow 1986). Welches Modell der Populationsstruktur auch immer zugrunde liegen mag, Genfluß bewirkt eine Homogenisierung der genetischen Zusammensetzung der Populationen. Die Skala der relativen Wechselwirkung zwischen Gendrift und Genfluß bewegt sich in den Intervallen $1 \gg N_e m_{ST} < 0{,}5$ (hauptsächliche Differenzierung durch Gendrift) sowie $N_e m_{ST} > 1$ und $N_e m_{ST} > 4$. Für Werte zwischen 0,5 und 1 in der Ungleichung bestimmt das Ausmaß des Genflusses weitgehend die Allelfrequenz-Verteilungen, und bei Werten über 4 verliert sich die Populationsstruktur, so daß nur mehr von einer panmiktischen Einheit gesprochen werden kann. Kimura & Maruyama (1971) zeigten diese wichtigen Eigenschaften für die Populationsmodelle „Insel- und 2D-Trittstein“.

Ersetzt man nun in der Beziehungsgleichung für den Zusammenhang von Genfluß und genetischer Differenzierung den Index ST durch GT (s. Porter 1990; s.o.), um anzudeuten, daß es sich um eine hierarchische Populationsanalyse in Gruppen handelt, so kennzeichnen bestimmte Wertebereiche der F_{GT}-Koeffizienten, deren Grenzen Porter (1990) für eine Vielzahl hierarchischer Organisationen und taxonomischer Grenzsituationen bestimmt hat, folgende Situationen:

1) $N_e m_{GT} \cong 1$

   Genfluß scheint ein wichtiger Faktor zu sein, der die genetische Ähnlichkeit der Gruppen bestimmt.

2) $\approx 1 > N_e m_{GT} > \approx 0{,}5$

   Das Ausmaß des Genflusses ist wahrscheinlich gering, aber dennoch möglich und stark genug, den Austausch günstiger Allele zu ermöglichen (Barton & Bengtsson 1986).

3) $\approx 0{,}5 > N_e m_{GT} > 0$

Die Gruppen sind weitgehend reproduktiv isoliert, und der Effekt des Genflusses tritt gegenüber der unterschiedlichen Differenzierung zurück. Liegt der Wert für N_em_{GT} im Falle vollständig reproduktiv isolierter Populationsgruppen wie z. B. bei Zwillingsarten nahe bei Null, so ist die Differenz zu Null auf andere Faktoren außer Genfluß zurückzuführen (i.S. eines „evolutiven Rauschens").

„Private-allele-regression" nach Slatkin (1981, 1985a,b)

Eine Alternative, den Genfluß-Parameter N_em zu bestimmen, stützt sich auf die Verteilung seltener, nicht notwendigerweise neutraler Allele wie in Wright's Insel-Modell, auf die Populationen (Slatkin 1985b). Diese Methode ist als die „private-allele-regression" [regression of private allele polymorphisms] bekannt. Die ihr zugrundeliegende Idee basiert auf der Überlegung – zumal der Einfluß von Selektion und Mutation auf die Allelfrequenzverteilungen seltener Allele nur eine geringe Rolle spielt (Slatkin & Takahata 1985) –, daß bei einem relativ hohen Ausmaß an Genfluß die Tendenz zu beobachten sein müßte, die Masse aller unterschiedlichen Allele auch in allen Populationen präsent zu finden. Im Umkehrschluß sollten seltene Allele in den Populationen oder die sogenannten „privaten Allele" nur dann gefunden werden, wenn das Ausmaß des Genflusses gering ist. Die Verteilung privater Allele nach einem Poisson-Prozeß reagiert sogar besonders empfindlich gegenüber Genfluß, da ihre Weitergabe durch Gameten von Migranten solange unwahrscheinlich ist, wie die Migrationsrate gering ist (Slatkin 1985).

Der zentrale Parameter der Slatkin-Methode ist die Durchschnittsfrequenz der privaten Allele p(1), die nur in einer einzigen Population gefunden werden. Slatkin (1985b) fand bei seinen numerischen Untersuchungen für das Insel- und das 2D-Trittstein-Modell der Populationsstruktur, daß sich der Zehnerlogarithmus von p(1) annähernd proportional zum Zehnerlogarithmus von N_em verhält.

Die Regressionsgerade

$$\log_{10}[\bar{p}(1)] = a \log_{10}(N_e m_{ref}) + b$$

Glchg. (38): „private-allele-regression" (s. Slatkin 1981, 1985a,b)

nimmt für den Steigungsfaktor a und den y-Achsenabschnitt b folgende Werte an, die von der Stichprobengröße der Populationen abhängen: Für Referenzstichprobengrößen von n = 10, 25 und 50 gelten folgende Werte für die Regressionsfaktoren a und die Schnittpunkte b:

$a_{10} = -0{,}49$; $b_{10} = -0{,}95$

$a_{25} = -5{,}80$; $b_{25} = -1{,}10$

$a_{50} = 0{,}61$; $b_{50} = -1{,}20$.

Weiterhin können die aus der Regression geschätzten Werte für N_em_{ref} bei von obigen Referenz-Stichprobengrößen N_{ref} abweichenden Stichprobenumfängen N_{sam} auf den korrigierten Wert $(N_em)_{est}$ mit folgender Verhältnisgleichung (Barton & Slatkin 1989) eingestellt werden:

$$(N_e m)_{est} = (N_{ref} / N_{sam}) \; Nm_{ref}$$

Glchg. (39): Korrekturformel zur „private-allele-regression" für andere Stichprobenumfänge

Eine graphische Umsetzung dieser Methode arbeitet mit der sogenannten „conditional average allele frequency" (i), das ist die durchschnittliche Frequenz der Allele, die in i von d Populationen anzutreffen sind. Trägt man nun (i) als Funktion des Anteils (i/d) aller untersuchten Populationen auf, so kommt man zu charakteristischen Profilkurven, sogenannte „Slatkin-Darstellung" (s. Abb.21), für bestimmte Größenordnungen des Genfluß-Parameters $N_e m$ im Populationsgefüge.

Bei einer analytischen Beurteilung beider oben vorgestellter Ansätze mit Hilfe einer mathematischen Behandlung (Diffusionstheorie) der zugrundeliegenden populationsgenetischen Prozesse unter Berücksichtigung des Insel- und Trittsteinmodells der Populationsstruktur konnten Barton & Slatkin (1986) zeigen, daß die Parameter F_{ST} und p(1) die Bedingungen für ein dynamisches Gleichgewicht zwischen Genfluß und Gendrift äquivalent, nur in einer anderen Form abbilden.

Schätzung der Genflußrate m_{max} mit Hilfe genetischer Abstände nach Nei (1975)

Die dritte Methode zur Abschätzung des Ausmaßes des Genflusses geht auf die Entwicklung sogenannter „genetischer Abstände" (s.o.) zwischen Populationen zurück.

Nei (1975) schlägt zur Schätzung einer maximalen Genflußrate m_{max} die Beziehung

$$I = m_{\max} / (m_{\max} + \nu)$$

Glchg. (40): Beziehung zwischen genetischer Identität und max. Genflußrate (s. Nei 1975)

vor, wobei I die durchschnittliche genetische Identität zwischen Populationen und ν die Mutationsrate darstellt. Basieren die Schätzwerte auf enzymelektrophoretischen Daten, so ist es vernünftig, die Mutationsrate ν für quasineutrale Mutationen mit der elektrophoretisch feststellbaren Codonsubstitutionsrate α gleichzusetzen; ν wird daher etwa mit 10^{-6} angesetzt, ein Wert, der die wahre Mutationsrate unterschätzt.

Das Hauptargument, m_{max} mit Hilfe der genetischen Identität I oder des genetischen Abstands $D = -\log_e(I)$ zu bestimmen, besteht darin, daß in der frühen Phase der Differenzierung zwischen Populationen der noch vorherrschende Genfluß die weitere Differenzierung verzögert. Daher kann der genetische Abstand der betroffenen Populationen nicht sehr groß sein, sofern nicht die Genflußrate sehr klein ist $\nu \ll m_{max} \ll 1$. Allerdings ist die Zeitspanne, in der sich das in der Gleichung beschriebene Fließgleichgewicht einstellt, sehr groß; sie bewegt sich etwa in der Größenordnung des Kehrwertes der Mutationsrate ν. Durch Umformen obiger Gleichung ergibt sich die maximale Migrationsrate

$$m_{max} = (\nu I) \,/\, (1-I)$$

Glchg. (41): Maximale Migrationsrate (s. Nei 1975)

Angewandte Methoden zur populationsgenetischen Messung des Genflusses

Die F_{ST}-Werte der hierarchischen F-Statistik und die korrespondierenden Genfluß-Parameter N_em werden zusammen mit einer stichwortartigen Bemerkung zum **Ausmaß des Genflusses**, entsprechend der taxonomisch definierten Hierarchiestufen (s. Tab.1) aufgelistet.

Die Abb.21 zeigt das empirisch ermittelte **Profil des Genflusses** im *Z. transalpina*-Komplexes (Slatkin-Darstellung). Als qualitative Bewertungsgrundlage für das ermittelte Ausmaß des Genflusses dienen die Vergleichsstandards der Referenzkurven dreier unterschiedlicher Genfluß-Niveaus aus Slatkin's theoretischer Berechnung (Slatkin 1981), auf die in diesem Zusammenhang verwiesen wird.

Die Ergebnisse zur **maximalen Genflußrate** erscheinen zusammen mit den Mittelwerten der durchschnittlichen genetischen Distanzen zwischen Populationsgruppen unterschiedlichen taxomomischen Status in der Tab.6.

Explorative räumlich-geographische Analyse der genetischen Variabilität mit Hilfe der Methode der räumlichen Autokorrelation: Muster und Prozesse

Das Studium der räumlichen genetischen Struktur von Populationen befaßt sich mit der Art und Weise, wie genetische Variablen (z. B. Allelfrequenzen biochemischer Merkmale (Allozyme)) zwischen bestimmten geographischen Standorten variieren (Sokal 1983). Nun sind die Beobachtungswerte einer Stichprobe einer Variablen an einer Lokalität wegen des Interaktionspotentials des Raumes (z. B. Genfluß) meist nicht unabhängig von den Beobachtungswerten derselben Variablen an einer räumlich benachbarten Lokalität. Man findet in der Regel, daß räumlich benachbarte Populationen dazu tendieren, einander ähnlicher zu sein als weiter entfernt liegende. Dies liegt einfach daran, daß das Regime der Umweltvariablen, das einen Einfluß auf bestimmte Merkmale hat, in einem kleineren Raumausschnitt homogener ist, als es entsprechende Einflüsse auf durch eine große Distanz getrennte Raumausschnitte verständlicherweise sein können. Entsprechendes gilt für die historische Genese von regionalen Ähnlichkeiten durch gemeinsame Besiedlungsgeschichte. Genau diese Sachverhalte der Musterbildung biologischer Variablen erfaßt der Begriff der „räumlichen Autokorrelation" [spatial autocorrelation].

Die Analogie zu dem besser bekannten Begriff der zeitlichen Autokorrelation verdeutlicht das Prinzip: Bei Vorliegen zeitlicher Autokorrelation läßt sich von dem Wert der Ausprägung eines Merkmals zu einem Zeitpunkt t auf die Höhe der betreffenden Merkmalsausprägung zu einem späteren, in eindeutiger Relation nachgeordneten, d. h. gewissermaßen zeitlich „benachbarten" Zeitpunkt t+1 schließen. Im Falle räumlicher „Erhaltensneigung" (= Autokorrelation) ergeben sich aus der räumlichen Verteilung der Datenbezugspunkte bereits Hinweise auf die räumliche Variation der betreffenden

Tab. 6: Mittlere genetische Abstände (Spannbreite in Klammern) und Migrationsraten im *Z. transalpina* – Komplex

Populations-gruppe	Zahl der Populationen	jurassica	jurassicola	centropyrenaea	occidentalis	carolimagni	rhatisbonensis	angelico-transalpina	angelicae	tilaventa
jurassica	4	0,006 (0,004- 0,011)								
jurassicola	9	0,042 (0,023-0,076)	0,008 (0,000-0,022)							
centropyrenaea	1	0,094 (0,089-0,100)	0,138 (0,125-0,156)							
occidentalis	1	0,041 (0,34-0,96)	0,077 (0,64-0,93)	0,023 (0,23-0,23)						
carolimagni	4	0,185 (0,040-0,260)	0,184 (0,022-0,269)	0,157 (0,089-0,192)	0,158 (0,052-0,206)	0,047 (0,010-0,097)				
rhatisbonensis	11	0,241 (0,137-0,290)	0,219 (0,061-0,285)	0,193 (0,156-0,217)	0,194 (0,134-0,221)	0,043 (0,008-0,106)	0,020 (0,000-0,047)			
angelico-transalpina	1	0,212 (0,198-0,220)	0,205 (0,125-0,229)	0,174 (0,174-0,174)	0,185 (0,185-0,185)	0,035 (0,013-0,081)	0,027 (0,018-0,041)			
angelicae	9	0,220 (0,195-0,233)	0,221 0,120-0,259)	0,167 (0,166-0,168)	0,175 (0,173-0,177)	0,038 (0,012-0,082)	0,029 (0,014-0,054)	0,025 (0,015-0,031)	0,005 (0,000-0,009)	
tilaventa	2	0,126 (0,110-0,138)	0,151 (0,125-0,173)	0,068 (0,068-0,068)	0,078 (0,074-0,081)	0,191 (0,105-0,252)	0,217 (0,166-0,261)	0,208 (0,201-0,215)	0,184 (0,175-0,192)	0,002 (0,002-0,002)

Superspezies		*hippocrepidis*	*angelicae*	*transalpina*	Migrationsraten	*hippocrepidis*	*angelicae*	*transalpina*	N_em	effektive Populationsgröße
hippocrepidis	15	0,041 (0,000-0,156)			*hippocrepidis*	$2,38 \times 10^{6}$			0,754	316.807
angelicae	19	0,211 (0,022-0,290)	0,030 (0,000-0,106)		*angelicae*	$4,25 \times 10^{7}$	$3,28 \times 10^{6}$		1,602	488.415
transalpina	2	0,134 (0,068-0,173)	0,206 (0,105-0,261)	0,002 (0,002-0,002)	*transalpina*	$6,96 \times 10^{7}$	$4,36 \times 10^{7}$	[$4,99 \times 10^{5}$]	---------	-------------

Variablen (Finke 1983). Mit anderen Worten zeigen benachbarte Bezugspunkte eine „positive Autokorrelation", d.h. die Werte des betrachteten Merkmals sind einander ähnlich, da mit erhöhter Wahrscheinlichkeit Wechselwirkungen zwischen den Bezugspunkten bestehen, während entferntere „negativ autokorreliert" sind, den Wechselbezug also vermissen lassen.

Allerdings gibt es bei räumlichen Persistenzeffekten keine wie bei der Zeit natürlich vorgegebene, unidirektionale Ordnungsrelationen, mit deren Hilfe man „benachbarte", d.h. voneinander abhängige Raumpunkte ansprechen könnte. Räumliche Nachbarschaftsbeziehungen können sich theoretisch in unendlich viele Richtungen erstrecken, z. B. bei kontinuierlicher Verbreitung der Art. Die Aufgabe einer natürlichen Nachbarschaftsdefinition (s.u.) muß es daher sein, die maßgeblich wirksamen Richtungen der Interaktionspfade zu kennzeichnen. Zeitliche und räumliche Autokorrelation tritt in biologischen Systemen fast immer gemeinsam auf (s. Epperson 1994); z. B. kommt es bei Vorherrschen des räumlichen „Isolation-durch-Entfernung"-Prozesses in kleinen genetischen Nachbarschaften (s.u.) langfristig zu zufallsbedingter Fixierung unterschiedlicher Allele in verschiedenen Populationen zu verschiedenen Zeitpunkten. Damit wird gleichzeitig eine zeitliche und räumliche Stationarität [stationarity] (s.u.) hervorgerufen, die sich in einem unvorhersagbaren Relief der Variablen-Oberflächen ausdrückt.

Es wird nun verständlich, warum konzeptionell zwischen der statistischen Heterogenität geographisch variierender Werte von Variablen und dem Vorliegen bestimmter geographischer Differenzierungsmuster unterschieden werden muß (Sokal & Oden 1978a.b).

Die Feststellung, daß sich die Werte einer oder mehrerer Variablen an verschiedenen Standorten signifikant unterscheiden, ist nur eine notwendige, aber keine hinreichende Bedingung dafür, daß geographische Variationsmuster vorliegen, denn es ist ohne weiteres ersichtlich, daß heterogene Variablenwerte eine völlig zufällige Verteilung im Raum zeigen können. Es sind aber gerade nicht-zufällige Differenzierungsmuster, die den Evolutionsbiologen und den experimentell arbeitenden Taxonomen interessieren. Diese Muster bilden die räumliche Komponente des Populationsgeschehens ab, die ihnen unterliegenden Prozesse sind von vorrangigem Interesse. Die oben beschriebenen grundlegenden Methoden der Populationsgenetik, aber auch die F-Statistik, sind nicht in der Lage, den wechselseitigen Bezug zwischen Heterogenität und räumlicher Musterbildung in seinen vielfältigen Kombinationen darzustellen und aus dem Vorherrschen von Abhängigkeit oder Unabhängigkeit zwischen geographischer Variation und Muster der Variablen auf das Ensemble der Evolutionsprozesse zu schließen (Sokal & Oden 1991). Dagegen ist die Anwendung der Methode der sogenannten „räumlichen Autokorrelation" bei der Analyse geographischer Variabilität gleich dreifach zweckvoll: Sie dient als Mittel einer explorativen Datenanalyse, indem sie charakteristische Musterbildung, z. B. klinale Variation, beschreiben kann. Weiterhin können Signifikanzwerte für diese räumlichen Muster angegeben werden. Schließlich können bewertende Schlußfolgerungen über die die Differenzierungsmuster erzeugenden evolutiven Kräfte und deren relative Stärke bei der Musterbildung gezogen werden. Eine Hypothesenbildung über die Prozeßdynamik und ihre Überprüfung anhand der Daten ist die Hauptaufga-

be der geographischen Variationsanalyse [geographic variation analysis GVA] (Sokal & Oden 1991, Slatkin & Arter 1991).

Das hier beschriebene Analyseverfahren wird von Sokal (1983) ein **multivariables** Verfahren genannt, im Gegensatz zu der bekannten Vielzahl verschiedener multivariater Methoden, von denen die F-Statistiken, die genetischen Abstände und die Kategorisierungs- und Ordnungsmethoden der Clusteranalyse bzw. der Multidimensionalen Skalierung schon ausführlich besprochen wurden. Mit dem sogenannten „Mantel-Test" wird außerdem eine der räumlichen Autokorrelation verwandte multivariate Methode vorgestellt (s.u.).

Bei der multivariablen Vorgehensweise werden verschiedene Variablen einzeln untersucht und die Ergebnisse der Einzelanalysen dieser Variablen im Zusammenhang interpretiert, um von den Mustern auf den Prozeßablauf in seiner Gesamtheit schließen zu können. Die gemeinsame Sichtung der einzelnen Analyseresultate ist notwendig, da nach dem Prinzip der Äquifinalität (Glaser 1978) verschiedene evolutive Vorgänge dasselbe Muster erzeugen können (Sokal 1983): Ein lineares Merkmalsgefälle über eine bestimmte Entfernung hinweg, ein Klin, kann sowohl als eine durch Selektion hervorgerufene physiologische Anpassung an einen Umweltgradienten entstehen als auch durch eine gegenseitige geographische Durchdringung zweier auf das Merkmal bezogen unterschiedlich differenzierter Populationen, d. h. durch Diffusion von Genen infolge Migration; oder ein transienter Polymorphismus oder sogenannter „Durchgangspolymorphismus" hat eine Population erfaßt (z. B. der Ersatz des „*typica*-Allels" durch das selektionsbevorteilte „*carbonaria*-Allel" beim Birkenspanner *Biston betularia*; vgl. Bishop & Cook 1981). Andererseits führen im Zuge multifinaler Prozeßrealisationen bestimmte, im Prinzip gleichartige stochastische Prozeßabläufe (z. B. genetische Drift bei einem Isolation-durch-Entfernung-Prozeß) zwar zu unabhängigen Oberflächenmustern der Variablen – da sie vom Prozeß mit unterschiedlichen Ausgangsfrequenzen erfaßt werden –, jedoch wegen der Wirkung derselben Zufallsprozesse zu ähnlichen räumlichen Korrelogrammen (Sokal & Wartenberg 1983). Erschwerend können sich beide Prinzipien überlagern und so zu Kombinationsmustern führen, aus denen einzelne Prozeßkomponenten herausgefiltert werden müssen (s. Sokal et al. 1989).

Das Studium der geographischen Variation nimmt seinen Ausgang von den Werten der zu untersuchenden Variablen, die auf die Untersuchungsorte in einer geographischen Karte aufgetragen sind. Diese hier interessierende Datenmenge besteht aus einer oder mehreren Variablen, welche nur durch einen einzigen Wert pro Ort und Variable, meist ein Mittelwert (bei morphologischen Meßgrößen) oder Allelfrequenzen (bei Allozymdaten) repräsentiert werden. In Anlehnung an topographische Oberflächen in der Geographie und Geologie werden diese Darstellungen der Variablen in der Ebene als Allelfrequenz-Oberflächen [surfaces of allele frequencies] (Sokal 1984) bezeichnet (s. Abb.46, 49, 52 und 77). Dabei wird davon ausgegangen, daß die Stichproben der Variablen an den verschiedenen Lokalitäten repräsentative Werte dieser Oberflächen ergeben (Sokal & Wartenberg 1981). Ebenso muß bei raum(zeitlichen) Prozessen von einer sogenannten Stationarität [stationarity] ausgegangen werden (Griffith 1987). Diese garantiert, daß die gemeinsame mehrdimensionale Wahrscheinlichkeitsverteilung der Variablen gegen-

über Zeit- und Raumpositionen invariant ist, und damit die Verteilungen und Parameter, das sind Mittelwert und Standardabweichung, der Werte pro Arealeinheit gleich sind. Diese Bedingungen sind in der Natur nur bei Populationen mit fixierten Allelen erfüllt.

Da aber für polymorphe Populationen die zeitliche Rate des Abfalls der Heterozygotie (s.o.) sehr gering ist, erhalten die Allelfrequenzen einen Aspekt der Quasistationarität oder schwachen Stationarität, die die Anwendung der Methoden der Autokorrelation auf biologische Systeme erst möglich macht (Sokal 1984). Manchmal werden Datentransformationen nötig, um in Annäherung multinormale Verteilungen der Variablenwerte zu erzeugen (s. Sokal, Bird & Riska 1980). Meist wird jedoch eine Normalverteilung der räumlichen Daten (= Allelfrequenzen der Oberflächen) angenommen. Ein zusätzliches Problem bleibt die schon angesprochene Annahme, daß es sich um Populationen handeln sollte, die sich im oder zumindest nahe am populationsgenetischen Gleichgewicht befinden, ein Zustand, welcher in fast allen populationsgenetischen Modellen vorausgesetzt wird (s.o.).

Analytische Methodik zur Bestimmung räumlicher Muster

Die räumlich-geographische Analyse der Variabilität, in welcher der Methode der räumlichen Autokorrelation eine zentrale Rolle bei Schlußfolgerungen über die genetische Populationsstruktur und die sie generierenden Evolutionsprozesse zukommt, orientiert sich an den methodischen Vorgaben, welche Sokal & Wartenberg (1981, 1983) mit der nacheinander folgenden Abarbeitung von vier statistischen Prozeduren empfehlen:

1) Heterogenitätstests auf unterschiedliche Merkmalshöhe der Variablen im geographischen Untersuchungsgebiet
2) Berechnung der räumlichen Autokorrelationskoeffizienten und Darstellung ihrer Profile (= Korrelogramme)
3) Ähnlichkeitsvergleich der Variablen-Oberflächen im Raum
4) Überprüfung gleichartiger räumlicher Muster anhand der Ähnlichkeiten im Profil der Korrelogramme

Der **erste** Schritt besteht in der Überprüfung der Nullhypothese, ob die betreffenden Variablen an den untersuchten Standorten unterschiedliche Werte annehmen, deren Vertrauensbereich mit statistischen Standardverfahren angegeben wird. Diese Testverfahren (Heterogenitätstest, G-Test, vgl. F-Statistik) leiten die Analyse zur geographischen Variabilität in der Regel ein.

Die erzielten Signifikanzniveaus (z. B. bei dem G-Heterogenitätstest) sind wegen der zu erwartenden räumlichen Autokorrelation der Variablen meist überschätzt (Cliff & Ord 1981), jedoch nehmen die Testgrößen in den meisten Untersuchungen so große Werte an, daß an der Heterogenität der Populationsstichproben nicht zu zweifeln ist (s.Tab.13 im Anhang).

Der **zweite** Schritt besteht zunächst in der Berechnung der räumlichen Autokorrelationskoeffizienten und anschließend in einer graphischen Darstellung der „Signaturen" der räumlichen Variablen-Oberflächen [spatial response surfaces] in Form von „Korrelogrammen".

Die räumliche Autokorrelation für eine Variable wird zwischen allen Paaren verknüpfter Lokalitäten berechnet, d. h. solchen, die in einem näher zu definierenden Sinn räumliche Nachbarn genannt werden können.

Die Definition der räumlichen Nachbarschaft

In die Berechnung der räumlichen Autokorrelationskoeffizienten gehen Bewertungen der räumlichen Nähe, der sog. Nachbarschaftsbindung in Form von Gewichtungen in die sogenannte Verknüpfungsmatrix W_{ij} (s.u.) ein (s. Sokal & Oden 1978a, b; Finke 1983). Dieses Wichtungsschema ist evident für die Berechnung der Autokorrelation.

Die räumliche Nähe oder „Nachbarschaft" von Punktepaaren, hier Lokalitäten auf der Landkarte, kann auf verschiedene Weisen nach geeigneten Vorschriften in eine ebene Ordnungsstruktur auf der Landkarte übersetzt werden (Griffith 1987; s. Übersicht bei Tobler 1975).

Intuitive Vorstellungen von räumlicher Nähe oder Nachbarschaftsbindung leiten zu der Feststellung, daß zwei benachbarte Lokalitäten nahe beieinander und beide gemeinsam möglichst weit entfernt von anderen Lokalitäten liegen sollten, so daß keine weiteren Lokalitäten direkt zwischen den Nachbarn liegen können; kurz, man sollte die Orte mit einer durchgezogenen Linie verbinden können, welche nicht auch noch andere Orte durchzieht. Eine geometrische Konstruktion solcherart nennt man einen topologischen Graphen (s. Finke 1983). Gabriel & Sokal (1969) und Matula & Sokal (1980) führten den sog. Gabriel-Graphen oder das Gabriel-Netzwerk als ein geometrisch definiertes Verknüpfungsschema in die geographische Variationsanalyse ein, welches die biologisch relevanten räumlichen Wechselwirkungen am besten wiedergibt.

Ein solcher Graph wird gedacht als die Verbindungslinie der Untersuchungsorte entlang den wahrscheinlichen Richtungen biologisch wichtiger Wechselwirkungen: Migration erfolgt meist über Korridore geeigneter Landschaftselemente und sucht sich oft die Wege des geringsten Umweltwiderstandes (z. B. fehlende Ausbreitungsbarrieren) bzw. vorgegebener Landschaftstrukturen (Täler in Gebirgen, Waldschneisen und Saumstrukturen, Drainage-und Flußsysteme etc.), während der implizierte Genfluß sich auch an biologisch „kohäsiven" Kräften (vgl. reproduktive Isolation, Hierarchiewirkungen durch Untergliederungen der Populationsstrukturen) orientiert. Diese Beziehungen bestehen immer mit einer höheren Wahrscheinlichkeit zwischen benachbarten Lokalitäten (= Populationen); der räumlichen Entfernung kann in diesem Zusammenhang allgemein die Wirkung eines „funktionellen Raumwiderstandes" zugerechnet werden (s.S. 39f und 82f: Trittstein-Modelle, Isolation-durch-Entfernung-Modell der Populationsstruktur). Je nach Kenntnis der besonderen Umstände des Untersuchungsgebietes bzw. -objektes können sinnvolle Abwandlungen am Gabriel-Netzwerk in Form von Sperren oder Kanalisationen vorgenommen werden (s.Abb.15 und 16). Diese Möglichkeiten, besondere räumlich-geographische und biologische Gegebenheiten flexibel zu berücksichtigen, kommen der Formulierung alternativer Hypothesen zur Entwicklung von Differenzierungsmustern entgegen.

Die Definition und Konstruktion des Gabriel-Graphen

Zwei beliebige Lokalitäten (Punkte in der Ebene) A und B werden verbunden oder benachbart [adjacent] genannt, dann und nur dann, wenn alle anderen Lokalitäten außerhalb eines Kreises liegen, auf dessen Umfang die Punkte A und B maximal entfernt sind und somit auf den Schnittpunkten des Kreises mit der Geraden durch seinen Mittelpunkt liegen. Mit anderen Worten: Zwei Lokalitäten A und B sind verbunden, wenn es keine andere Lokalität C gibt, die innerhalb des Kreises um AB liegt, so daß in dem Dreieck ABC der Winkel, der beim Punkt C gebildet wird, nicht größer als 90° ist. Daraus ergibt sich folgende Definition: Wenn das Quadrat des Euklidischen Abstands zwischen A und B kleiner ist als die Summe der quadratischen Abstände zu irgendeiner anderen Lokalität C, so sind A und B benachbart. Die Verbindungslinie der Lokalitäten A und B (graphentheoretisch Knoten [vertices]) heißt eine Kante [edge] des Gabrielgraphen und zeigt die Nachbarschaft zwischen A und B an (vgl. Abb.12).

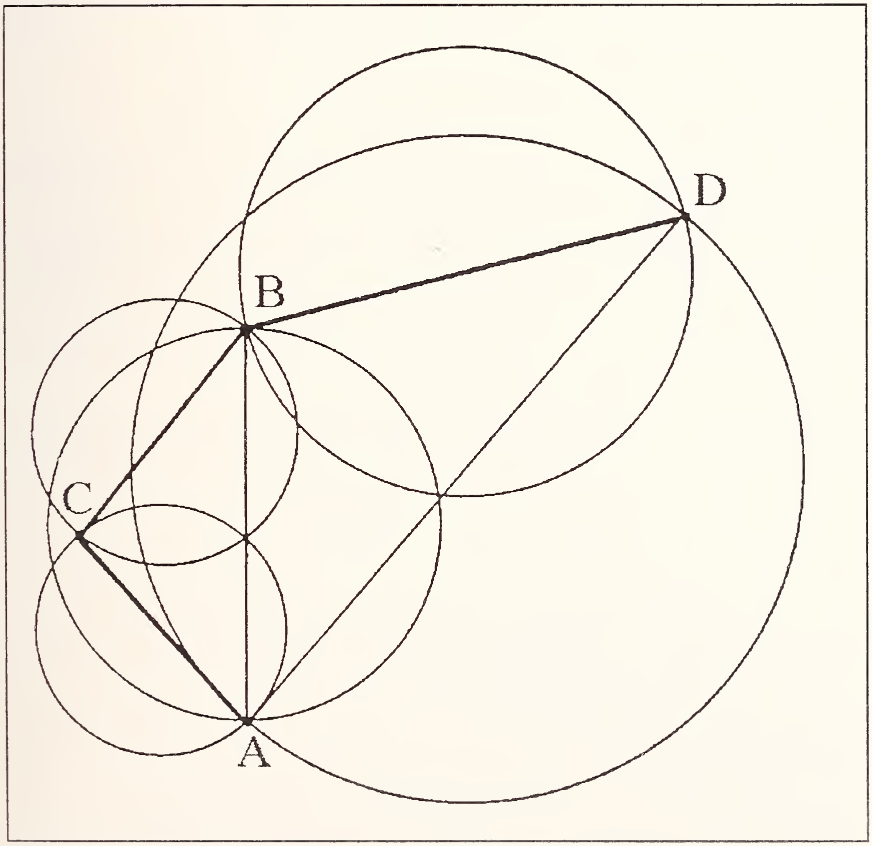


Abb. 12: Geometrische Konstruktion eines Gabriel-Graphen (verändert nach Gabriel & Sokal 1969).

Durch Verknüpfung aller Lokalitäten gemäß dieser Definition erhält man ein Gabriel-Netzwerk, für dessen Verknüpfungsgrad Matula & Sokal (1980) Berechnungsmöglichkeiten angeben. Mit den Verknüpfungen korrespondieren die Gewichte in der Verknüpfungsmatrix (s.u.) über die Entscheidung, ob bestimmte Lokalitäten als Nachbarn (= verknüpft) gelten sollen oder nicht. Die Güte der Verknüpfung ist manchmal wichtig im Zusammenhang mit der Abschätzung der Richtungsanteile der Verknüpfungspaare von Lokalitäten, welche auf die verschiedenen Himmelsrichtungen bei der gerichteten räumlichen Autokorrelation entfallen (s.S. 79 f). Ein allgemein befolgter einfacher Ansatz bei der Berechnung sogenannter Korrelogramme (s.u.) besteht darin, geographische Entfernungsklassen so zu wählen, daß ungefähr gleiche Anteile von Verknüpfungspaaren der Untersuchung (sog. „Verknüpfungen" [links]) auf die einzelnen Klassen entfallen, welche durch Unter-und Obergrenzen der geographischen Entfernungen (in Längeneinheiten wie Meter oder Kilometer) gebildet werden. Weitere Vorschläge für die Konstruktion von Verknüpfungsmatrizen, basierend auf unterschiedlichen Nachbarschafts-Gewichten macht Sokal (1979). Im Zusammenhang mit dem Mantel-Test (s.S. 80 ff) werden zwei Typen dieser Verknüpfungsmatrizen noch genauer beschrieben.

Die Berechnung der räumlichen Autokorrelationskoeffizienten

Der bekannteste räumliche Autokorrelationskoeffizient ist der Moran-Koeffizient I_{MC} (Moran 1948), welcher auch hier genauer vorgestellt werden soll, weil sich die vorliegende geographische Analyse auf ihn stützt. Ein weiterer vielgenutzter räumlicher Autokorrelationskoeffizient vom Distanztyp – so bezeichnet, da hier besonders die Unterschiede der Variablenwerte zwischen benachbarten Lokalitäten zählen – ist das Geary-Verhältnis c (Geary 1954); seine Eigenschaften und die Beziehungen zwischen Moran's I und Geary's c werden ausführlich in Sokal (1979) und Upton & Fingleton (1985) besprochen.

Moran's I_{MC} ist für Stichproben univariater Beobachtungswerte definiert. Man kann seine mathematische Form als eine gewichtete Verhältnisgleichung zwischen der Autokovarianz zwischen Paaren von Beobachtungswerten x_i und x_j im Zähler und der Varianz des Mittelwertes $\bar{x}$ aller Beobachtungswerte im Nenner beschreiben. Die Besonderheit der Autokovarianz besteht in der Normierung des Koeffizienten durch die Division mit der Gesamtsumme der Gewichte zwischen Paaren von Untersuchungspunkten (i,j). Dieser räumliche Autokorrelationskoeffizient ist damit – was durch algebraische Umformung sofort einsichtig wird – ein Analogon des einfachen Produkt-Moment-Korrelationskoeffizienten, mit dem Unterschied, daß hier die einzelnen Terme des Produktes im Zähler während der Summierung einzeln mit einem „Interlokalitätsfaktor" [interlocality factor] w_{ij}, der die Nachbarschaftsbindung angibt (s.u.), gewichtet werden (s. Cliff & Ord 1981; Griffith 1987). Sein Wertebereich erstreckt sich deshalb von -1 für negative Autokorrelation (= Unähnlichkeit benachbarter Lokalitäten) bis +1 für positive Autokorrelation (= Ähnlichkeit benachbarter Lokalitäten). Manchmal können sich die I_{MC}-Werte in Abhängigkeit bestimmter Gewichtungsterme w_{ij} in der Verknüpfungsmatrix (s.u.) außerhalb dieses Wertebereiches bewegen. Der

Moran-Koeffizient für die Entfernungsklasse k {= $I_{MC}(k)$} berechnet sich wie folgt (verändert nach: Sokal 1978; Wartenberg 1985):

$$I_{MC}(k) = \frac{s}{\sum_{i=1}^{s} \sum_{j=1}^{s} w_{ij}^{(k)}} \quad \frac{\sum_{i=1}^{s} \sum_{j=1}^{s} w_{ij}^{(k)} (x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})}{\sum_{i=1}^{s} (x_i - \bar{x})^2}$$

$$= \frac{1}{W^{(k)}} \sum_i \sum_j w_{ij}^{(k)} \frac{z_i z_j}{\frac{1}{s} \sum_i z_i^2}$$

Glchg. (42): Moran's räumlicher Autokorrelationskoeffizient I_{MC} für die Entfernungsklasse k (Moran 1948, verändert nach Sokal 1978)

Die Notationen in den Formeln bedeuten:
s Anzahl der Populationen (= Lokalitäten)
x_i Variablenwert am Standort i
x_j Variablenwert am Standort j
$\bar{x}$ Mittelwert der Variablen im untersuchten Raum: $z_i = x_i - \bar{x}$
Die Existenz einer Nachbarschaftsbindung $w_{ij}^{(k)}$ gemäß der gewählten Nachbarschaftsdefinition (hier durch Wahl verschiedener Entfernungsklassen k) wird mit Hilfe binärer Gewichte zum Ausdruck gebracht:

$$w_{ij}^{(k)} = \begin{cases} 1, & \textit{falls die Lokalitäten i und j Angehörige derselben geographischen Entfernungsklasse k sind} \\ 0, & \textit{sonst} \end{cases}$$

Glchg. (43): Definition der Interlokalitätsfaktoren $w_{ij}^{(k)}$ in der Verknüpfungsmatrix

Das Gewicht 1 zeigt also eine Nachbarschaft der Lokalitäten i und j an, während 0 fehlende räumliche Bindung anzeigt.

Für jede unterschiedlich gewählte Entfernungsklasse k wird die Gesamtheit aller Gewichte in je einer von mehreren sogenannten Nachbarschafts- oder Verknüpfungsmatrizen [connectivity matrices] angeordnet, deren Zahl durch die Anzahl der gewählten Entfernungsklassen festgelegt ist; diese Nachbarschaftsmatrizen unterscheiden sich natürlich in ihren Einträgen:

$$W^{(k)} = \begin{vmatrix} w_{11}^{(k)} & w_{12}^{(k)} & \cdots\cdots & w_{1s}^{(k)} \\ w_{21}^{(k)} & w_{22}^{(k)} & \cdots\cdots & w_{2s}^{(k)} \\ \cdot & \cdot & \cdots\cdots & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdots\cdots & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdots\cdots & \cdot \\ w_{s1}^{(k)} & w_{s2}^{(k)} & \cdots\cdots & w_{ss}^{(k)} \end{vmatrix} \qquad k=1,2,3,...$$

Glchg. (44): Nachbarschaftsmatrix $W^{(k)}$ mit k = 1, 2, 3,... Entfernungsklassen

Es gilt weiterhin für die Gewichte, daß w_{ij} nicht gleich w_{ji} sein müssen.

Der Erwartungswert fehlender räumlicher Autokorrelation ergibt sich unter der Randomisierungs-Hypothese (s. Cliff & Ord 1981; Griffith 1987) als

$$E(I_{MC}) = - \frac{1}{(s - 1)}$$

Glchg. (45): Erwartungswert von I_{MC}

Der Randomisierungsansatz formuliert als Nullhypothese, daß die beobachteten Variablenwerte der räumlichen Stichproben, hier repräsentiert durch die angenommenen Allelfrequenzen an jeder Lokalität, das Ergebnis eines Zufallsprozesses mit unbekannter Verteilungsfunktion sind. Vom statistischen Design betrachtet entspricht dieses Testverfahren zur Signifikanzabschätzung räumlicher Prozesse (Autokorrelation) einer sog. Monte-Carlo-Methode (s. Mantel-Test).

Die Varianz von I_{MC} unter der Randomisierungsannahme ist

$$var(I_{MC}) = \frac{1}{(s-1)(s+1)S_o^2}(s^2 S_1 - sS_2 + 3S_o^2)$$

wobei

$$S_o = \sum_i \sum_j w_{ij}; \quad (i \neq j)$$

$$S_1 = \frac{1}{2}\sum_i \sum_j (w_{ij} + w_{ji})^2; \quad (i \neq j)$$

$$S_2 = \sum_i (w_{i.} + w_{.i})^2$$

$$w_{i.} = \sum_j w_{ij}$$

$$w_{.i} = \sum_j w_{ji}$$

Glchg. (46): Varianz des räumlichen Autokorrelationskoeffizienten I_{MC} (vgl. Sokal & Oden 1978a,b)

Wenn man der Auffassung ist, daß der räumliche Prozeß in alle Raumrichtungen gleichmäßig wirkt und deshalb als einfache Funktion der räumlichen Entfernung angesehen werden kann, verbindet man alle Lokalitäten, bildet verschiedene Entfernungsklassen, die auf der Luftlinienentfernung beruhen, ordnet diesen Verbindungen entsprechende Lokalitäten zu und berechnet die Autokorrelationskoeffizienten zwischen diesen Lokalitäten der einzelnen Klassen.

Räumliche Korrelogramme

Die kartesische Auftragung der räumlichen Autokorrelationskoeffizienten gegen die unterschiedlichen räumlichen Entfernungsklassen bezeichnet man dann als **räumliches Korrelogramm**. Räumliche Korrelogramme kann man sich demnach als eine Abbildung der durchschnittlichen phänetischen Ähn-

lichkeit zwischen Lokalitäten als Funktion der geographischen Entfernung zwischen ihnen vorstellen (Sokal 1983). Die räumliche Autokorrelation kann allgemein als Vorhersagewahrscheinlichkeit für die Größe einer Änderung eines Mittelwertes oder einer Allelfrequenz Δx_i verstanden werden, wenn man sich vom Ausgangspunkt (i/j) mit der Allelfrequenz x_i um eine bestimmte Entfernung zu einem anderen Punkt $(i+\delta/j+\varepsilon)$ mit einer Allelfrequenz x'_i begibt, welche durch die Autokorrelation vorhergesagt wird. Korrelogramme fassen die Muster der geographischen Variation, die als Reaktion der betroffenen Variable auf evolutive Einflußgrößen in der Gestalt der Allelfrequenz-Oberflächen [response surfaces of allele frequencies] in Erscheinung treten, zusammen und sind damit einfache Analoga zu den Variogrammen der Spektralanalysen physikalischer Variablen-Oberflächen (s. Ägterberg 1974; Legendre & Legendre 1983). Korrelogramme beschreiben die den erzeugten räumlichen Abhängigkeiten zwischen Variablenwerten (Oberflächen) zugrundeliegenden Beziehungen. Unter der Annahme, daß das durch die Entfernungsklassen gewählte Verknüpfungsschema eine passende Darstellung der maßgeblichen dynamischen Prozesse im Raum abgibt, vermitteln räumliche Korrelogramme deshalb wahrscheinlich einen genaueres Bild von der Prozeßdynamik als die Oberflächen selbst (s. Sokal 1984).

Die Signifikanz eines kompletten Korrelogramms kann gegen die Nullhypothese, daß keine räumliche Autokorrelation vorliegt, mit der sogenannten Bonferroni-Technik (s. Holm 1979; Hochberg 1988), einem Mehrfach-Test-Verfahren, getestet werden (Oden 1984).

Die Bonferroni-Methode

Diese Methode soll kurz vorgestellt werden, da sie darüberhinaus auch Anwendung bei wiederholten Signifikanztests in Ergebnistafeln wie z. B. den F-Koeffizienten finden kann (s.o.).

In vielen Fällen wird eine Anzahl k Signifikanztests für dieselbe Nullhypothese auszuführen sein, auf der Datenbasis von k einzelnen Ergebnissen, welche wegen der ausgeführten Berechnungsmethode (z. B. F-Koeffizienten, Autokorrelationskoeffizienten) nicht unabhängig voneinander ermittelt werden konnten und deshalb Teilmengen des gesamten Datensatzes darstellen. In beiden Fällen, ob nun die Signifikanz einzelner Werte oder der Datensatz als Ganzes gegen die Nullhypothese getestet werden soll, hängt die Ablehnungswahrscheinlichkeit vom Signifikanzniveau des niedrigsten P_i-Wertes ab: Wenn man eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha = 0{,}05$ für den Test ansetzt, so besagt in diesem Falle das Bonferroni-Kriterium, daß jeder Einzelwert $i = 1,\ldots,k$ und auch der gesamte Datensatz signifikant sind mit dem Wert $P_i \leq 0{,}05 / k$. Der maßgebliche P_i-Wert dieses Mehrfach-Tests wird also durch das Produkt der Anzahl k zu testender Einzelwerte mit dem niedrigsten aller P_i-Werte bestimmt. Besitzt z. B. ein Korrelogramm k Entfernungsklassen und ist m der kleinste beobachtete P_i-Wert, bezogen auf den I_{MC}-Wert, welcher sich am meisten vom Erwartungswert unter der Annahme fehlender Autokorrelation unterscheidet, so ist der Bonferroni-P_i-Wert gleich k x m (s. Sakai & Oden 1983; Jacques 1989).

Die Interpretation räumlicher Korrelogramme

Die Interpretation von räumlichen Korrelogrammen gründet sich auf die Prinzipien, die von Sokal & Wartenberg (1983) aufgestellt wurden:

1) Räumliche Muster in Variablen-Oberflächen können durch eine Signatur, das räumliche Korrelogramm, charakterisiert werden.
2) Ähnliche gerichtete Evolutionsfaktoren (Selektion, Migration) produzieren ähnliche Response-Oberflächen der beeinflußten Variablen.
3) Ähnliche Zufallsprozesse (Drift) produzieren unabhängige räumliche Variablen-Oberflächen, aber diese Oberflächen besitzen ähnliche Signaturen, die auf ein gemeinsames Prozeßgeschehen hinweisen.
4) Jede Änderung in den Parametergrößen, sowohl der deterministischen als auch der stochastischen Prozesse, bewirkt eine Änderung der Korrelogramme, die für bestimmte Gegebenheiten und Prozesse typische Profile zeigen.
5) Es ist höchst unwahrscheinlich, daß alle Variablen, insbesondere aber elektrophoretische Varianten, dem Einfluß desselben Umweltfaktors unterliegen. Solche Varianten, die Selektionswirkungen zeigen, werden mit hoher Wahrscheinlichkeit jeweils unterschiedliche Selektionswerte in Bezug auf verschiedene Umwelteinflüsse zeigen. Deshalb sollte man, abgesehen von möglichen Kopplungsungleichgewichten einiger Variablen-Loci, von unabhängigen, unkorrelierten Variablen-Oberflächen im Raum ausgehen können. Ergeben sich für diese Variablen gleiche räumliche Muster (= parallele Korrelogramme), so scheint – wie eben ausgeführt – die weniger plausible Erklärung für diese Muster auf gleichgerichtete Selektion begründet zu sein, während Massenbewegungen – d. h. Migration und Diffusionsprozesse – die wahrscheinlicheren Erklärungen für die räumlichen Muster abgeben.

Gerichtete räumliche Korrelogramme (2D-Korrelogramme)

Es bestehen schließlich noch Möglichkeiten, die ungerichteten Korrelogramme in gerichtete zu überführen, d. h. die zusätzliche Information der Richtungskomponenten zu erhalten (Oden & Sokal 1986).

Die Methode ist recht einfach. Bei der Abgrenzung der Entfernungsklassen werden die Himmelsrichtungen, welche die Verbindungslinien zwischen allen in der betreffenden Entfernungsklasse enthaltenen Lokalitätenpaare beschreiben, zusätzlich genutzt, wodurch eine gemeinsame Aufschlüsselung in die Höhe der räumlichen Autokorrelationskoeffizienten **und** ihre räumliche Orientierung gegeben ist. Die zweidimensionale Darstellung dieser gerichteten Korrelogramme ähnelt einer „Windrose" (s.Abb.44). Allerdings ist nur eine der Hemisphären der Windrose Informationsträger, da z. B. im Falle klinaler Variation das erzeugte Korrelogramm immer gleiches Profil zeigt – folgt man nun dem Merkmalsgefälle, ausgehend von Bereichen hoher Werte, in Bereiche niedriger werdender Werte hinein oder umgekehrt. Interessant wird die Methode der 2D-Korrelogramme besonders bei der Aufspürung markanter Merkmalsänderungen in bestimmte Richtungen (z. B. historische Ausbreitungsrichtungen), sofern diese Richtungskomponenten sich – vor al-

lem im groß-räumlichen geographischen Maßstab – in den Oberflächen und Korrelogrammen der Variablen wiederfinden sollten.

Der **dritte** Schritt in der geographischen Variationsanalyse bezieht sich auf die Oberflächen der untersuchten Variablen. Er besteht in der Quantifizierung der Ähnlichkeit der Oberflächen der Variablen. Es brauchen nur die Oberflächen solcher Variablen Berücksichtigung finden, die signifikant räumliche Korrelogramme besitzen. Als Ähnlichkeitsmaß für die Oberflächen der Variablen berechnet man paarweise Produkt-Moment-Korrelationskoeffizienten zwischen allen Variablen über die Menge der Untersuchungsorte. Die absoluten Beträge der Koeffizienten werden in einer Matrix der untersuchten Variablen geordnet und diese dann nach der UPGMA-Methode (s.o.) geclustert. Je nach Anzahl einzelner und kompakterer Cluster bekommt man eine Handhabe zur Beurteilung der Variablen, ob sie z. B. ähnliche Oberflächen abgeben (bei r-Werten über 0.7) oder zu unähnlichen Oberflächen führen (kleinere r-Werte), oder ob es Kombinationen beider Möglichkeiten gibt und welche Variablen in welcher Form betroffen sind (vgl. Sokal & Menozzi 1982).

Der abschließende **vierte** Schritt der Analyse ermittelt die Ähnlichkeit der signifikanten Korrelogramme, da es wichtig zu wissen ist, ob bestimmte Variable gleiche räumliche Muster zeigen. Als Ähnlichkeitsmaß hat sich der sogenannte mittlere „Manhattan"- oder „city-block"-Abstand (s. Sneath & Sokal 1973)

$$d_r(h,i) = \sum_k |I_h - I_i| / k$$

Glchg. (47): Manhattan-Abstand zwischen h und i Korrelogrammen über k Entfernungsklassen

bewährt, der anschaulich die Fläche zwischen zwei miteinander verglichenen Korrelogrammen mißt, welche die Variablen h und i in k Entfernungsklassen repräsentieren. Da dieser Abstand zwischen Korrelogrammen umso größer wird, je unterschiedlicher die Profile sind, wird eine Obergrenze (z. B. $d \leq 0{,}1$) für den Manhattanabstand gewählt, über die hinaus die betroffenen Korrelogramme als unterschiedlich gelten sollen (Sokal 1986). Eine Abstandsmatrix der Manhattan-Abstände für die Korrelogramme kann aufgestellt werden, wobei die Zeilen- und Spaltenbenennungen wie im Falle der Ähnlichkeit der Oberflächen wieder die Variablennamen tragen. Anschließend wird diese Matrix entweder mit der UPGMA-Methode, oder der partitionierenden Clustermethode „K-Means" (s. Hartigan 1975; Späth 1975) geclustert (vgl. Sokal 1986) und auf Clusterbildungen geprüft.

Durch die Verfahrensschritte drei und vier ist eine direkte Vergleichsmöglichkeit zwischen den Oberflächen und den Korrelogrammen der Variablen und damit den dazugehörigen Mustern gegeben.

Die Überprüfung der Populationsstruktur mit dem Mantel-Test

Eine Ergänzung zum multivariablen Ansatz der räumlichen Autokorrelation stellt der sogenannte „Mantel-Test" (Mantel 1967) dar, der zur Statistik-Familie der „Allgemeinen Kreuzprodukt-Statistiken" gehört (s. Hubert et al.

1981: Upton & Fingleton 1985), welche weite Verwendung in der Geographie, Psychologie, Medizin und seit einiger Zeit auch in der Biologie finden (Douglas & Endler 1983, Hubert 1978, Hubert et al. 1981, Schnell et al. 1985, Wartenberg 1985). Unter diesen Verfahren versteht man eine Element-mal-Element-Multiplikation zweier Matrizen vom Distanz- oder Ähnlichkeitskoeffizienten-Typ zum Zwecke des Tests einer Korrespondenz zwischen Elementen beider Matrizen, d. h. einer Korrelation der Matrizen. Die Teststatistik Z errechnet sich aus der Summe der Produkte korrespondierender Elemente zwischen den beiden Distanzmatrizen A_{ij} und B_{ij}:

$$Z = \sum_i \sum_j (A_{ij}B_{ij}), \ mit\ i<j$$

Glchg. (48): Teststatistik Z des Mantel-Tests (Upton & Fingleton 1985)

Dieses Testkriterium wird nun verglichen mit der Erwartungsverteilung der Z_{AB}-Werte, die bei nicht vorhandener Korrespondenz zwischen Matrixelementen-Paaren entsteht. Eine empirische Null-Verteilung für Z_{AB} wird üblicherweise mit Hilfe einer Monte-Carlo-Randomisierung erzeugt durch 2000 Zufallspermutationen der Zeilen- und Spaltenelemente einer der beiden Matrizen und Berechnung der entsprechenden Z_{AB}-Werte (Dietz 1983). Die Nullhypothese formuliert man als Wahrscheinlichkeit fehlender Korrespondenz zwischen Matrixelementen, und deshalb sollte Z der Zufallsverteilung von Z_{AB} entsprechen. Die Alternative vermuteter Matrixkorrelation ergibt sich als die Wahrscheinlichkeit P dafür, daß die randomisierte Größe Z_{AB} größer ist als die beobachtete Testgröße Z, $P = prob(Z_{AB} > Z)$; P ist also die rechtsseitige Wahrscheinlichkeit der Nullverteilung von Z_{AB} (Smouse et al. 1986).

Verschiedene Möglichkeiten der Normalisierung von Z machen die so modifizierte Mantel-Statistik weniger anfällig gegenüber dem Wertebereich der Verteilung der Distanzwerte in den Matrizen, da Z anderenfalls als nicht-normalisierter Produkt-Moment-Korrelationskoeffizient sehr stark von der Wahl der Distanzmaße der Matrizen abhängt. Benutzt man bei der Berechnung von Z die inneren Matrix-Ränge von A_{ij} und B_{ij}, so ist die Mantel-Testgröße ein nicht-normalisierter Rangkorrelationskoeffizient R, dessen Größe unbeeinflußt bleibt von den Größenordnungen der Matrizeneinträge (Dietz 1983). Außerdem läßt sich Z durch Normalisierung (s. Wartenberg 1985) in einen generellen Autokorrelationskoeffizienten für multivariate Daten überführen, dessen Werte im üblichen Bereich zwischen -1 und +1 liegen (Smouse et al. 1986).

Der Mantel-Test ist ein recht universell einsetzbarer Test von der Art einer Regressionsanalyse, sowohl was die Art der Distanzmatrizen angeht als auch die Möglichkeiten alternativer Hypothesenformulierungen biologischer Sachverhalte. Sein Vorteil z. B. gegenüber der linearen Regression besteht aber gerade darin, daß er nicht zu überschätzten Signifikanzniveaus führt, wenn die Werte der Distanzmatrizen autokorreliert sind; strenggenommen ist eine Regressionsanalyse in diesem Fall nicht einsetzbar, da die Werte der Matrizen als voneinander unabhängig vorausgesetzt werden müssen (Barbujani 1991).

Im besonderen Fall des Matrizenvergleichs zwischen einer Abstandsmatrix – und hier bietet sich die Matrix der genetischen Abstände $D(i,j)_{XY}$ nach Nei (s.o.) an – und einer Wichtungs- oder Verknüpfungsmatrix W_{ij} (s.o.) im Zusammenhang mit einer geographischen Variationsanalyse eröffnet der Mantel-Test die alternative Überprüfung von verschiedenen Modellen zur Populationsstruktur.

Populationsgenetische Modelle zur räumlichen Populationsstruktur

In der Populationsgenetik geht man von einigen markanten, mathematisch leicht zu behandelnden Modellen zur Populationsstruktur aus, die mehr oder weniger abstrakte Abbilder der in der Natur realisierten räumlichen Strukturen sind (s. Felsenstein 1976; Wijsman & Cavalli-Sforza 1984; s. Abb. 11). Im Prinzip unterscheidet man räumlich strukturierte von kontinuierlich verbreiteten Arten oder Populationen. Bei letzteren bestimmt der Grad der Panmixie, d. h. das Ausmaß des Genflusses entlang konzentrischer Kreise vom Zentrum der Verbreitung an die Peripherie, den Differenzierungsgrad der Population.

Diese Vorstellung modelliert das sogenannte „Isolation-durch-Entfernung“-Modell von Wright (1943, 1951). Dabei spielt die sogenannte „Varianz des Eltern-Nachkommen-Dispersals“ eine entscheidende Rolle bei der räumlichen Diffusion von Genen (s.S. 63), die nur innerhalb sogenannter genetischer „Nachbarschaften“ von nennenswerter Größe ist. Damit unterliegt die Differenzierung peripherer Populationen einem Zufallsprozeß, der genetischen Drift. Das Isolation-durch-Entfernung-Modell entspricht damit auf der Wirkungsskala zwischen zufallsbedingten und gerichteten genetischen Prozessen zur Erzeugung bestimmter Populationsstrukturen dem reinen Zufallsmodell, bei dem die genetische Ähnlichkeit der Populationen mit zunehmender Entfernung vom Zentrum beliebig unwahrscheinlich wird.

Die ein- und mehrdimensionalen Trittstein-Modelle leiten von der kontinuierlichen Verbreitung über zu der etwa durch Habitatstrukturen vorgegebenen diskontinuierlichen Verbreitung und damit verbundenen demographischen und genetischen Unterstrukturierung der Populationen in Subpopulationen. So modellieren lineare eindimensionale Trittsteinmodelle die perlschnurartige Verbreitung genetisch differenzierter Populationen (oder Deme) entlang linienförmig angeordneter Habitate, z. B. Sandbänke an Flüssen, Flußabschnitte, Längstäler in Gebirgszügen etc., die zweidimensionalen Modelle erweitern diese Linienstrukturen zu Netzwerken (Flußsysteme, Längs- und Quertäler in Gebirgsmassiven etc.).

Evident für die Behandlung dieser Modelle sind die wechselseitigen Einflüsse benachbarter Punkte im Netzwerk aufeinander, die räumliche Autokorrelation bestimmter Merkmale. So wird der genetische Eintrag von Genen aus nächstbenachbarten Populationen den höchsten Anteil aufweisen (“short-distance“-Genfluß) und gleichzeitig die Differenz zwischen den Allelfrequenzen benachbarter Populationen (Allelfrequenz-Differential, s.u.) kleiner sein als bei räumlich entfernt liegenden Populationen, zumal auch damit zu rechnen ist, daß räumlich benachbarte Populationen ähnlichen Selektionsdrücken unterliegen sollten.

Umgekehrt kommunizieren weiter auseinanderliegende Populationen genetisch normalerweise nur auf dem Wege durch einzelne „long-distance"-Migranten, sofern es keinen entfernungs- und richtungsorientierten Massenexodus gibt (z. B. Süd-Wanderungen des Berglemmings *Lemmus lemmus* um einige 100 km im Zusammenhang mit Dichteregulationen; vgl. Hendrichs 1988). Gleichzeitig wird die Wahrscheinlichkeit qualitativ und quantitativ anderer Selektionsbedingungen in entfernter liegenden Gebieten höher, besonders in Richtung systematischer Umweltgradienten (Nord-Süd-Gefälle von Temperatur, Tageslänge etc.).

Mit dem Mantel-Test läßt sich nun die Korrelation zwischen der genetischen (Un)ähnlichkeit von Populationen und einer oder mehrerer hypothetisierter Populationsstrukturen, welche jeweils durch eine explizierte Formulierung einer bestimmten Verknüpfungsmatrix W_{ij} modelliert werden können (s.u.), feststellen. Diese Tests dienen im Nachhinein einer Abschätzung der Genauigkeit bestimmter errechneter Werte (z. B. der Fixierungsindizes F_{ST} der F-Statistiken) und der a-posteriori Legitimation von a-priori Annahmen über die Populationsstruktur (Zusammenhang zwischen F_{ST} und Ausmaß des Genflusses N_em; Korrelogramme und Erwägungen über evolutive Prozesse).

Einige methodische Bemerkungen zu der räumlichen Autokorrelationsanalyse

Bei der Definition der räumlichen Nachbarschaft, die als Nachbarschaftsbindung in Form der Elemente der Verknüpfungsmatrizen wesentlich die Höhe der zu berechnenden Autokorrelationskoeffizienten bestimmt, wird allgemein von einem linearen Anwachsen des „Raumwiderstandes" mit größerer Entfernung ausgegangen. Diese Vorstellung ist auch in der Regel durchaus sinnvoll, insbesondere, wenn man den Einfluß der „kohäsiven Kraft" des Genflusses auf die Merkmalsausprägungen – hier Allelfrequenzen – zwischen geographisch strukturierten Populationen abschätzen möchte. Allerdings muß man zu bedenken geben, daß eine Vorstrukturierung des Raumes in dieser Art und Weise die Festlegung auf **eine** zu testende Hypothese bedeutet, im vorliegenden Fall die populationsgenetische Hypothese der Differenzierung unter den Bedingung der „Isolation-durch-Entfernung". Überlagern andere Einflüsse diesen Prozeß, so ergeben die Korrelogramme mehr oder weniger abgewandelte Muster, deren Interpretation besonders sorgfältig und kritisch vorgenommen werden muß, da die zugrundeliegenden Prozesse nicht mehr allein von linearen Raumwirkungen abhängen. Dies können z. B. solche Selektionsgradienten, wie sie ihren Ausdruck in den sogenannten Klimaregeln (Bergmannsche-, Allensche- und Glogersche oder Färbungsregel) finden, oder homogene Selektionsbedingungen in ökologisch marginalen Situationen zur Aufrechterhaltung lokaler Anpassungsleistungen (Stichwort „regionale Stenözie"; vgl. Böhme 1978) sein.

In der multivariaten Form der Autokorrelation, dem Mantel-Test, können räumliche Gegebenheiten durch die Wahl der Verknüpfungsmatrizen sehr flexibel berücksichtigt werden; alternative Hypothesen zum Muster räumlicher Interaktionen können getestet werden. Die Nachbarschaftsbindungen beruhen hier auf dem Gabriel-Netzwerk, das zwar in seiner Konstruktion

rein geometrisch orientiert ist, aber vor dem Hintergrund bestimmter Vorstellungen zur Populationsstruktur (s.o.) durchaus in der Lage ist, die räumlich relevanten Wechselwirkungen abzubilden. Dennoch kann die Festlegung von Nachbarschaftsmatrizen höherer Ordnung formal richtig, im Hinblick auf die bei räumlichen Ausbreitungsprozessen wirksamen Parameter (historische Ausbreitungsrichtungen, populationsgenetisches Modell) aber verfehlt sein (s. Finke 1983).

Zusätzliche Schwierigkeiten ergeben sich aufgrund statistischer Erwägungen. Die Frage der repräsentativen Auswahl und der Anzahl der räumlichen Stichproben bilden ein generelles Problem, da oft auch ihre Verteilung an sich von Interesse sein kann und in den meisten Fällen nur eine begrenzte Stichprobenzahl beschaffbar ist (vgl. Sokal 1986b). Auch die Frage des räumlichen Maßstabes ist bei der Autokorrelationsanalyse unmittelbar betroffen, da bestimmte evolutionsbiologische Prozesse, vor allem differentielle Selektion in verschiedenen homogenen Raumausschnitten [patches], sich nur bei einer geeigneten Wahl der räumlichen Stichproben entdecken lassen (s.o.).

Schließlich verweise ich auf eine allgemeine Methodenkritik, die sich mit einzelnen Verfahrensschritten, Testkriterien und einer Bewertung der Aussagemöglichkeiten der Autokorrelationsanalyse vor dem Hintergrund verschiedener statistischer Störquellen der beobachteten Varianzkomponenten beschäftigt (Slatkin & Arter 1991 (1, 2), Sokal & Oden 1991).

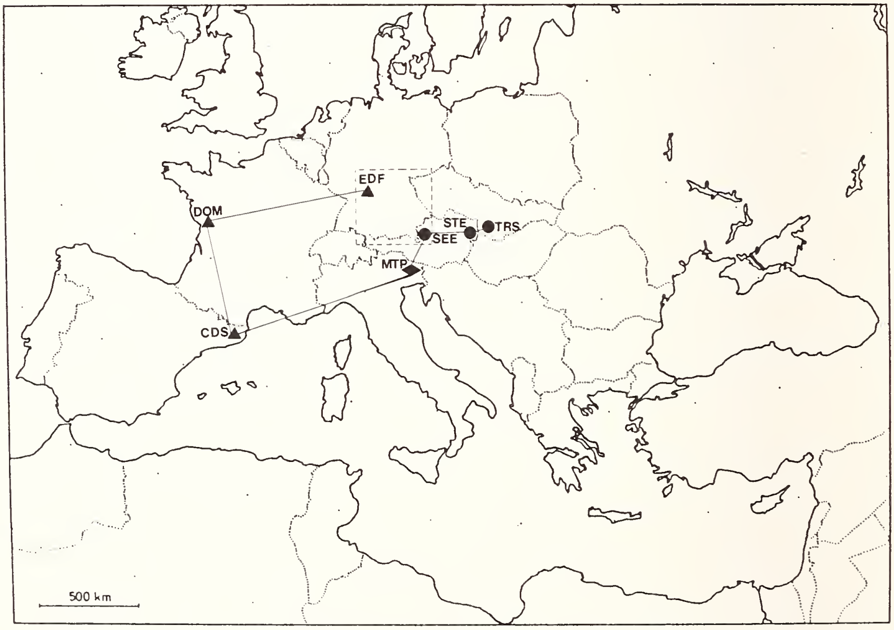


Abb. 13: Gabriel-Netzwerk innerhalb der Superspezies: Kreise, *Z. angelicae*; Dreiecke, *Z. hippocrepidis*; Rauten, *Z. transalpina*

Beschreibung der hier angewandten Methoden

Ungerichtete räumliche Autokorrelation Eine von möglichen zeitlichen Trends bereinigte Analyse kann in der vorliegenden Arbeit nicht vorgenommen werden; eine Bearbeitung ist jedoch zukünftig mit verschiedenen Jahresstichproben der Populationen beabsichtigt. Als geographisch variierende Variablen gelten die polymorphen Allozym-Loci (Gelelektrophorese). Jedes Allel dieser Loci besitzt für jede Population eine Frequenz an einer Lokalität. Berücksichtigt werden nur solche Allele über 5% Häufigkeit, und bei insgesamt m Allelen pro Locus werden m-1 Allele wegen der linearen Abhängigkeit der Allelfrequenzen analysiert.

Die geographische Lage der Lokalitäten wurde in Längen- und Breitengraden, -minuten und -sekunden mit einer Genauigkeit von 1000m auf topographischen Karten TK 25 oder TK 50 innerhalb des Gebietes der Bundesrepu-



Abb. 14: Gabriel-Netzwerk zwischen den Populationen in Süddeutschland

blik Deutschland und der Republik Österreich abgelesen. Den Positionen der übrigen Lokalitäten haftet ein größerer Ablesefehler an, da z.T. auf Kartenmaterial größeren Maßstabs zurückgegriffen werden mußte. Unterschied-

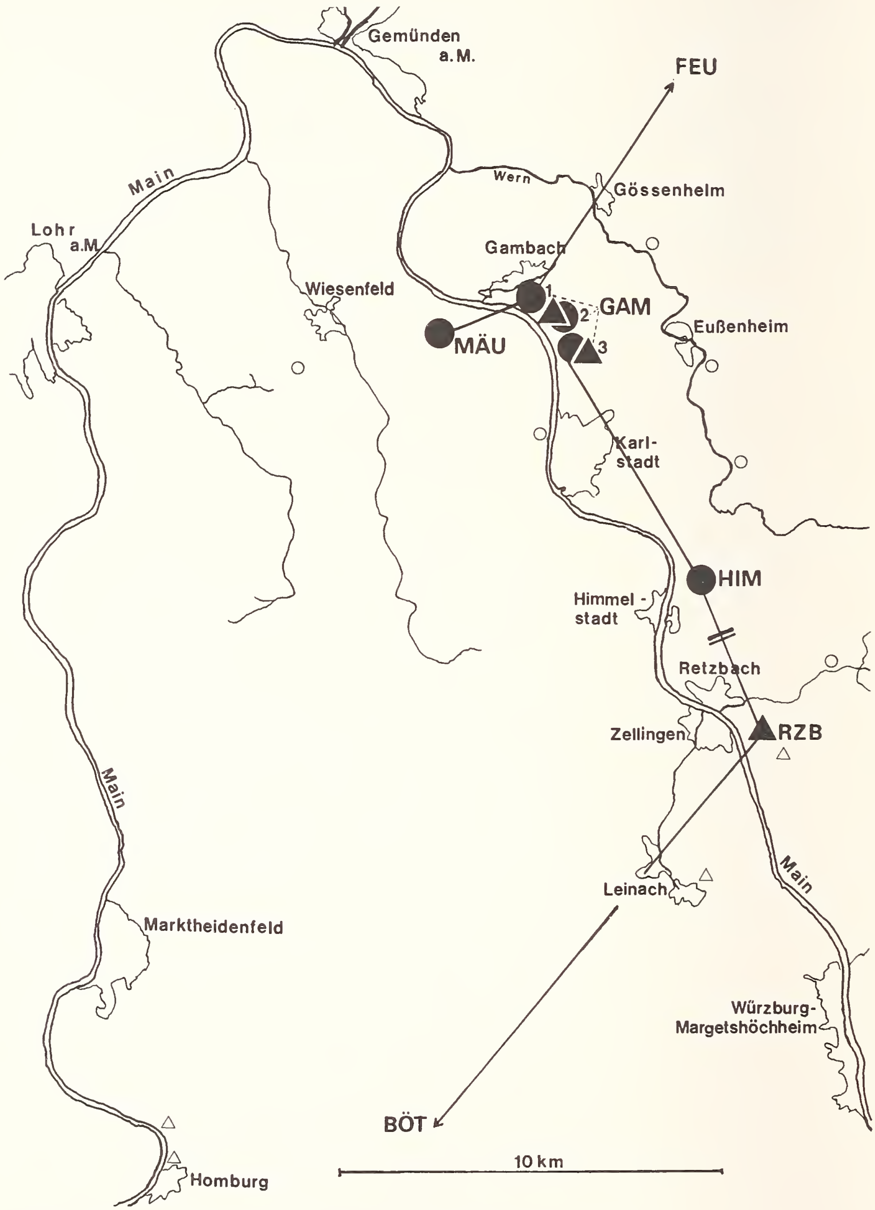


Abb. 15: Gabriel-Netzwerk der Lokalitäten am Main (Mainfranken)

liche Höhenlagen der Fundorte wurden nicht verrechnet. Zur Computerauswertung wurden die Winkelgrade in das Dezimalformat umgerechnet und auf die vierte Dezimalstelle gerundet. Eine Übersicht über die Lage der Lokalitäten im klein- und groß-räumlichen Maßstab und ihre Verknüpfung zu einem Gabriel-Netzwerk zeigen die Abb.13-16. Die Abfolge der Abbildungen ergibt sich durch die Ausschnittsvergrößerungen der gerahmten Fenster aufeinanderfolgender Karten. In den Karten sind die in der vorliegenden Untersuchung berücksichtigten Fundorte mit ausgefüllten Symbolen neben zusätzlich bekannten, aber nicht untersuchten Standorten, dargestellt.

Die Befunde zur hierarchischen F-Statistik und zu den genetischen Abständen lassen es vernünftig erscheinen, den Genfluß in den Kontaktzonen der beiden Semispezies *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* an je einer Stelle in Mainfranken und im Altmühltal als unterbrochen bzw. sehr stark eingeschränkt zu betrachten; die Unterbrechung des genetischen Kontaktes wird durch eine „Sperre" im Gabriel-Netzwerk angedeutet (s. Abb.15 und 16). Gleichzeitig wird durch die verbleibenden zwei Netzwerke die Zahl der Populationen der beiden Semispezies (19 Lokalitäten für *Z. angelicae* und 18 für *Z. hippocrepidis,* einschließlich der beiden *Z. transalpina*-Populationen) für die folgende geographische Variationsanalyse festgelegt.

Für die Berechnung der Autokorrelationskoeffizienten I_{MC} beider Semispezies wurden nur je fünf Entfernungsklassen ausgewählt. Jede Entfernungsklasse enthält im Schnitt 31 *(Z. hippocrepidis)* bzw. 34 *(Z. angelicae)* ver-

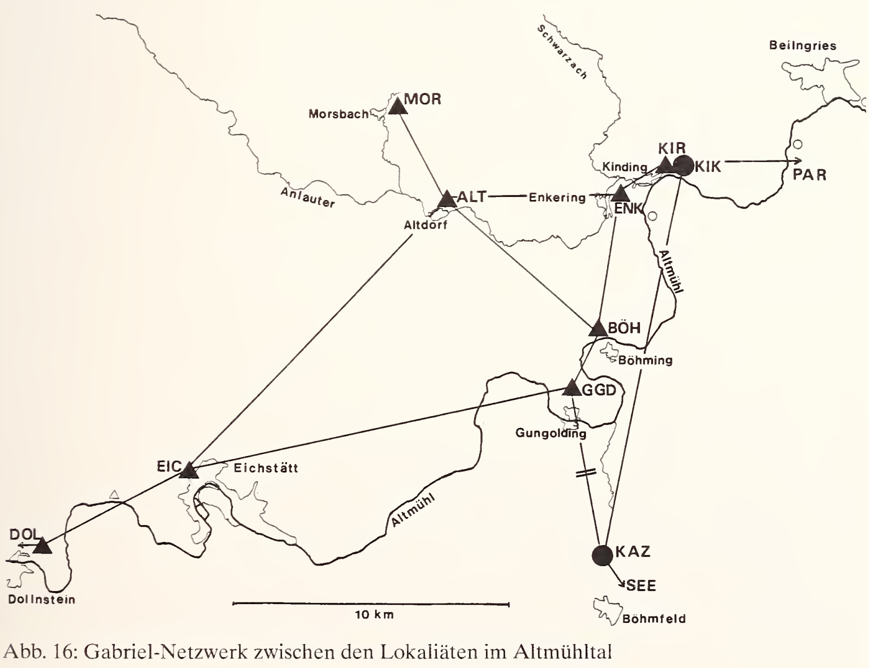


Abb. 16: Gabriel-Netzwerk zwischen den Lokaliäten im Altmühltal

knüpfte Lokalitätenpaare – eine noch ausreichende Anzahl, die Varianzen der Autokorrelationskoeffizienten niedrig zu halten, und somit signifikante Korrelogramme zu bekommen (s. Sokal 1986a). Die Unter- und Obergrenzen, die sich aufgrund der Verteilung der unterschiedlichen Entfernungen zwischen allen Lokalitäten ergeben, nehmen für *Z. angelicae* folgende Werte an: Entfernungsklasse 1: 0-41 km, 2: 41-121 km, 3: 121-171 km, 4: 171-414 km, 5: 414-593 km.

Die Entfernungsklassen von *Z. hippocrepidis* lauten wie folgt: Entfernungsklasse 1: 0-20 km, 2: 20-139 km, 3: 139-163 km, 4: 163-878 km, 5: 878-1065 km.

Die Auftragung der Autokorrelationskoeffizienten gegen die fünf Entfernungsklassen ergibt die ungerichteten Korrelogramme der beiden Semispezies (Abb.23, 25-29 und 33-39).

Gerichtete räumliche Autokorrelation des *Z. transalpina*-Komplexes Zur Aufdeckung räumlicher Richtungstrends der genetischen Variation werden gerichtete zweidimensionale Korrelogramme berechnet. Die Obergrenzen für die k = 1, 2, ..., 8 Entfernungsklassen werden nach der Bildungsgleichung $k^2 \leq 25$ km festgelegt, um vor allem den großen geographischen Maßstab zu berücksichtigen. Hierbei werden alle 36 Populationen des *Z. transalpina*-Komplexes einbezogen, da die Richtungen systematischer Gendiffusion über die Kontaktzonen hinweg untersucht werden soll.

Die räumlichen Verknüpfungen zwischen Paaren von Lokalitäten werden Entfernungs-/ Richtungsklassen zugeordnet, wobei zugleich die geographische Entfernungen und die Himmelsrichtungen der Verknüpfungslinien gemeinsam diese Klassen bilden. Die Darstellung der zweidimensionalen Korrelogramme im Diagramm ergibt eine Windrose, die aus konzentrischen Ringen aufgebaut ist und innerhalb einzelner Ringe Sektoren erkennen läßt (s. Abb.44). Die Ringe demonstrieren die verschiedenen Entfernungsklassen 1 bis 8, ausgehend vom Mittelpunkt der Windrose mit den kleinen Entfernungen bis an die Peripherie mit großen Entfernungen. Die Sektoren stellen die verschiedenen Himmelrichtungen der Verknüpfungen dar, wobei es spärlich besetzte oder auch leere Sektoren geben kann, entsprechend der nichtgleichmäßigen räumlichen Verteilung der Lokalitäten. Da die Beiträge der Lokalitäten i und j zum Autokorrelationskoeffizienten in einer definierten Entfernungs-/ Richtungsklasse gleich denen der Lokalitäten j und i ist, ist die Windrose symmetrisch und deshalb nur eine Hemisphäre der 2D-Korrelogramme informationstragend. Nimmt man einen 5%-igen Fehler erster Art in Kauf, so sollte im Durchschnitt ein Anteil signifikanter Korrelogramme von 0,05 mal Zahl der Variablen-Oberflächen pro Sektor entstehen. Für diesen Mittelwert läßt sich ein 95%-Vertrauensbereich angeben. Das bedeutet, daß jede Zahl signifikanter Variablen-Oberflächen mit Autokorrelationskoeffizienten gleichen Vorzeichens, die größer als die Obergrenze des Vertrauensbereiches ist, einen signifikanten Richtungstrend in diesem Sektor anzeigt (s. Sokal et al. 1987).

Im Diagramm wird die Höhe der Autokorrelationskoeffizienten durch unterschiedliche Schraffur gekennzeichnet, und nicht signifikante Koeffizienten werden durch verkleinerte Sektoren angezeigt.

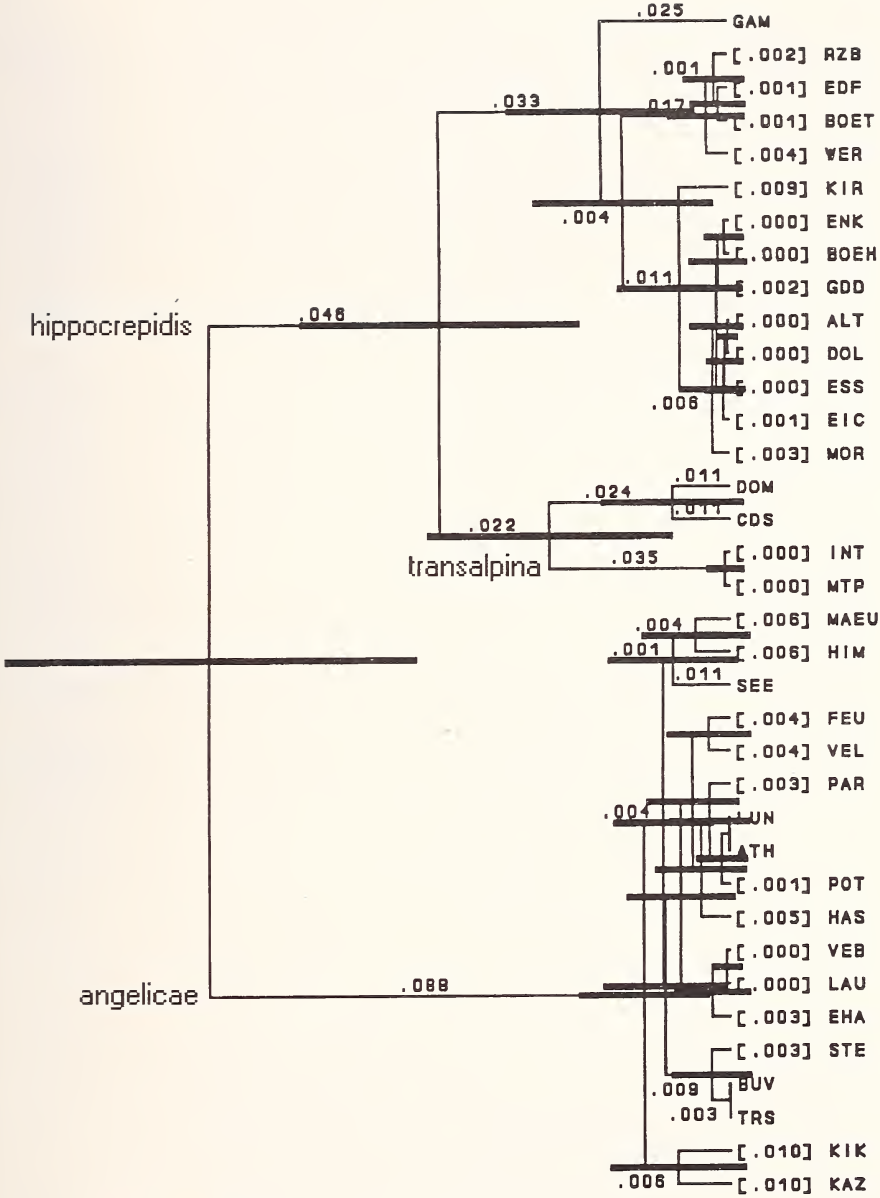


Abb. 17: Phänogramm der Populationen des *Z. transalpina*-Komplexes

Legende: Die Namen bzw. die Buchstabenabkürzungen der Populationen (= OTUs) stehen am rechten Ende jedes Zweiges. Zahlen in eckigen Klammern kennzeichnen die patristischen Abstände einzelner OTUs, Zahlen auf den Astlinien diejenigen der Cluster. Patristische Abstände entsprechen der Summe aller Teilastlängen zwischen zwei OTUs (Nei 1987). Schraffierte Balken entsprechen 1 Standardabweichung auf jeder Seite des Verzweigungspunktes.

Berechnet werden zweidimensionale Korrelogramme mit acht Entfernungsklassen auf der Basis aller 36 Populationen des *transalpina*-Komplexes. Die Daten zu den einzelnen 2D-Korrelogrammen dokumentiert Hille (1992).

Der Mantel-Test Mit Hilfe des Mantel-Tests werden Anpassungstests zur Überprüfung der Populationsstruktur der beiden Semispezies durchgeführt. Als Distanzmatrizen dienen die Matrizen der Nei'schen genetischen Abstände zwischen den Populationen von *Z. angelicae* einerseits und *Z. hippocrepidis* andererseits. Diese Abstandsmatrizen werden auf Korrelationen mit verschiedenen Wichtungs- bzw. Verknüpfungsmatrizen getestet. Die unterschiedliche Gestaltung der Verknüpfungsmatrizen bestimmt die zu überprüfende Hypothese zur Populationsstruktur.

Die Wichtungsmatrizen orientieren sich am Gabriel-Netzwerk. Genfluß über kurze Distanzen und in alle Richtungen läßt sich mit einem einfachen 2D-Trittstein-Modell nachahmen. Migrierende Tiere erreichen nur die unmittelbaren Nachbarpopulationen im Netzwerk der Lokalitäten und beeinflussen deren genetische Zusammensetzung. Als Wichtungsschema kommt in diesem Fall die einfache binäre Nachbarschaftsmatrix [binary connectivity matrix; Sokal 1979] in Frage, die nur die nächsten Nachbarn im Gabriel-Netzwerk verbindet; nächste Nachbarn bekommen den Wert 1 wegen ihrer Nachbarschaftsbindung, allen anderen Populationen wird der Wert 0 fehlender Nachbarschaftsbindung zugeordnet. Reicht der Einfluß des Genflusses über die unmittelbar benachbarten Populationen hinaus, so leitet das einfache Trittstein-Modell mit größer werdenden räumlichen Entfernungen allmählich in das Isolation-durch-Entfernung-Modell mit Demstruktur über.

Die Entfernungen lassen sich indirekt (in der Sprache der Graphentheorie) z. B. durch die minimale Anzahl von Knoten-(= Lokalitäten-)durchquerun-

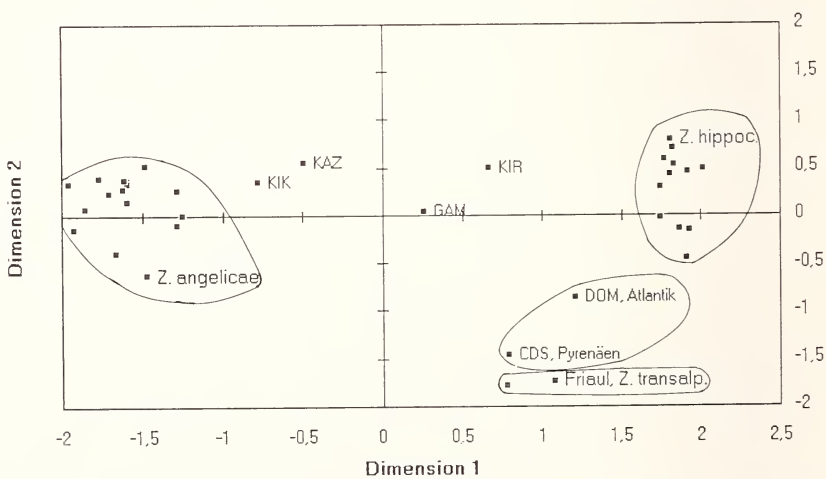


Abb. 18: Multidimensionale Skalierung (Dim. 1 gegen 2) der genetischen Abstände zwischen den Populationen des *Z. transalpina*-Komplexes.

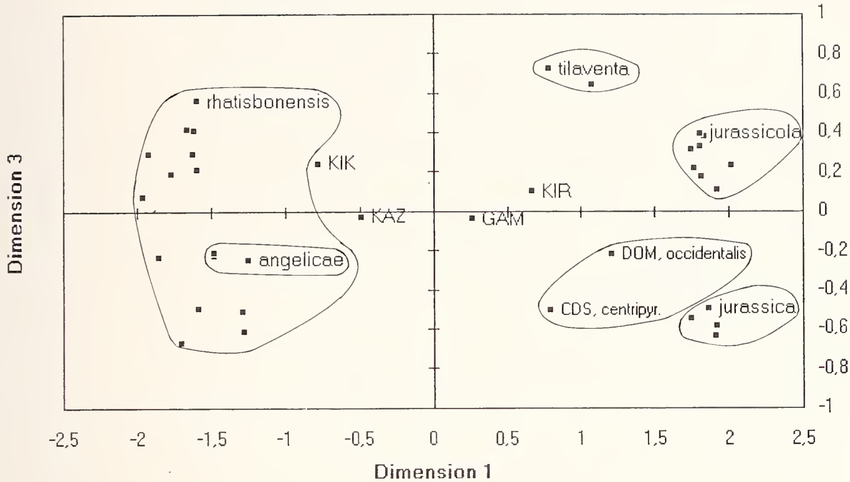


Abb. 19: Multidimensionale Skalierung (Dim. 1 gegen 3) der genetischen Abstände zwischen den Populationen des *Z. transalpina*-Komplexes

gen versinnbildlichen, welche unter Berücksichtigung kürzester Wege im Gabriel-Netzwerk bei der Verbindung zweier Populationen gezählt werden. Gibt man feste Entfernungen, gemessen in Knotenzahlen k = 1, 2, 3 ... als Nachbarschaftsdefinition vor, so gelangt man zu Nachbarschaftsmatrizen höherer Ordnung [minimum path connectivity matrices of higher orders]. Haggett et al. (1977) geben einen graphentheoretischen Algorithmus an, mit dem man aus den binären Nachbarschaftsmatrizen $W^{(k)}$ mit k = 1 Nachbarschaftsmatrizen höherer Ordnung $W^{(k)}$ mit k › 1 berechnen kann (s. Finke 1983).

Die Testergebnisse des Mantel-Tests für Nachbarschaftsmatrizen mit großen k lassen sich direkt vergleichen mit dem Grad der Korrelation der genetischen Distanz mit der räumlichen Entfernung in Kilometern; diese Vorstellung entspricht dem kontinuierlichen Isolation-durch-Entfernung-Modell. Die Elemente dieser Matrix sind die geographischen Luftlinienentfernungen zwischen allen Paaren von Lokalitäten. Dabei werden Entfernungen kleinen Maßstabs mit einer Genauigkeit von 1000 m bestimmt und große Entfernungen (mehrere Hundert Kilometer) mit Fehlern zwischen 10 und 50 km. Die Messungen erfolgen mit einem Dreikantmaßstab auf topographischen Karten unterschiedlichen Maßstabes. Die Luftlinienentfernungen für die Lokalitäten von *Z. angelicae* und von *Z. hippocrepidis* sind in je eine Entfernungsmatrix eingetragen (s.Tab. 7 und 8). Die Verknüpfungsmatrizen höherer Ordnung werden nicht angegeben (s. Hinweis in Legende zu Tab. 7 und 8).

Die Signifikanzniveaus dieser Anpassungs-Tests werden in der Tab.9 getrennt für beide Semispezies, mit exakten Wahrscheinlichkeiten Z für den einfachen, und r für den in Form einer Rangkorrelation durchgeführten Mantel-Test angegeben.

Tab. 7: Matrix der Luftlinienentfernung [km] der Lokalitäten von *Z. angelicae*

MÄU	3																	
HIM	9	10																
FEU	20	22	24															
KIK	126	126	126	126														
KAZ	126	126	126	126	14													
VEB	114	114	114	114	33	47												
PAR	122	122	122	122	17	27	21											
EHA	132	132	132	132	37	44	27	21										
VEL	93	93	93	93	66	66	39	51	57									
LUN	93	93	93	93	59	59	30	54	54	2								
ATH	84	84	84	84	51	51	38	18	30	5	5							
POT	75	75	75	75	67	70	43	58	64	17	18	22						
HAS	80	80	80	80	72	75	48	63	69	22	22	27	5					
LAU	99	99	99	99	43	57	14	34	40	24	24	24	36	41				
SEE	340	340	340	340	183	183	183	183	183	261	261	261	261	261	261			
STE	510	510	510	510	370	370	370	370	370	370	370	370	370	370	370	230		
BUV	540	540	540	540	420	420	420	420	380	420	420	420	420	420	420	320	129	
TRS	540	540	540	540	420	420	420	420	380	420	420	420	420	420	420	320	129	6
	GAM	MÄU	HIM	FEU	KIK	KAZ	VEB	PAR	EHA	VEL	LUN	ATH	POT	HAS	LAU	SEE	STE	BUV

Tab. 8: Matrix der Luftlinienentfernung [km] der Lokalitäten von *Z. hippocrepidis* (incl. *transalpina* – Populationen INT und MTP)

RZB	12																
EDF	53	42															
WER	36	28	19														
BÖT	33	25	21	3													
KIR	111	99	95	110	110												
ENK	116	105	98	113	113	2											
BÖH	116	105	98	113	113	6	5										
GGD	116	105	98	113	113	9	7	3									
ALT	110	99	90	107	107	8	7	7	8								
MOR	104	93	87	102	102	9	9	11	12	4							
EIC	110	99	90	107	107	20	18	15	14	13	15						
DOL	110	99	89	105	105	27	25	22	20	19	21	7					
ESS	110	99	89	105	105	30	28	26	25	22	23	11	5				
DOM	912	912	912	912	912	984	984	984	984	984	984	984	984	984			
CDS	1016	1016	1016	1016	1016	1006	1006	1006	1006	1006	1006	1006	1006	1006	560		
INT	438	438	438	438	438	288	288	288	288	288	288	288	288	288	1080	964	
MTP	438	438	438	438	438	288	288	288	288	288	288	288	288	288	1080	964	5
	GAM	RZB	EDF	WER	BÖT	KIR	ENK	BÖH	GGD	ALT	MOR	EIC	DOL	ESS	DOM	CDS	INT

Tab. 9: Übersicht zum Mantel-Test der Populationsstruktur von *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis*. Signifikante Assoziationen zwischen Matrizen sind schraffiert unterlegt

Erläuterungen: IBD = "Isolation-by-Distance"; IBD, Deme = Isolation-durch-Entfernung, Populationsaufbau in Teilpopulationen; IBD, kontinuierl. = Isolation durch kontinuierliche Entfernung

Nachbarschaftsmatrizen		*Z. angelicae*		*Z. hippocrep.*		Modell zur Populationsstruktur
Assoziation zwischen Matrizen		Mantel	Spearman	Mantel	Spearman	
Matrizentyp	Bez.	P(Z)	P(R)	P(Z)	P(R)	
nächster Nachbar	$W^{(1)}$	0,99	1,0	1,0	1,0	Trittstein
Nachb. 2.Ordnung	$W^{(2)}$	1,0	1,0	0,99	1,0	Trittstein
Nachb. 3.Ordnung	$W^{(3)}$	0,98	1,0	0,25	0,64	Trittstein
Nachb. 4.Ordnung	$W^{(4)}$	0,97	1,0	0,07	0,14	IBD, Deme
Nachb. 5.Ordnung	$W^{(5)}$	0,88	1,0	0,00	0,00	IBD, Deme
Nachb. 6.Ordnung	$W^{(6)}$	0,78	0,96	0,01	0,00	IBD, Deme
Nachb. 7.Ordnung	$W^{(7)}$	0,69	0,88	0,04	0,01	IBD, Deme
Nachb. 8.Ordnung	$W^{(8)}$	0,49	0,56	0,12	0,01	IBD
Nachb. 9.Ordnung	$W^{(9)}$	0,10	0,10	0,17	0,01	IBD
Nachb. 10.Ordnung	$W^{(10)}$	0,02	0,01	0,17	0,01	IBD
Nachb. 11.Ordnung	$W^{(11)}$	0,02	0,00			IBD
Nachb. 12.Ordnung	$W^{(12)}$	0,00	0,00			IBD
Nachb. 13.Ordnung	$W^{(13)}$	0,01	0,00			IBD
räumliche Entfernung	$W^{([km])}$	0,21	0,02	0,07	0,00	IBD, kontinuierl.

ERGEBNISSE

Enzymelektrophorese

Die nachfolgende Übersicht (Tab.2) enthält Angaben zu den Ergebnissen der enzymelektrophoretischen Trennungen: Zu jedem untersuchten Allozym wird dessen „sub-unit"-Struktur, die Zahl unterschiedlicher Elektromorphe n(E), welche als Allele des Enzymlocus interpretiert werden, die entsprechenden rf-Werte in mm Laufweiten auf dem Gel, sowie die hier verwendeten Buchstabenbenennungen der Allele angegeben.

Allgemeine Bemerkungen zur genetischen Analyse der Populationsstruktur

Die vorliegende Studie beschäftigt sich in einem ersten Teil mit einer ausführlichen Beschreibung und Analyse der populationsgenetischen Struktur

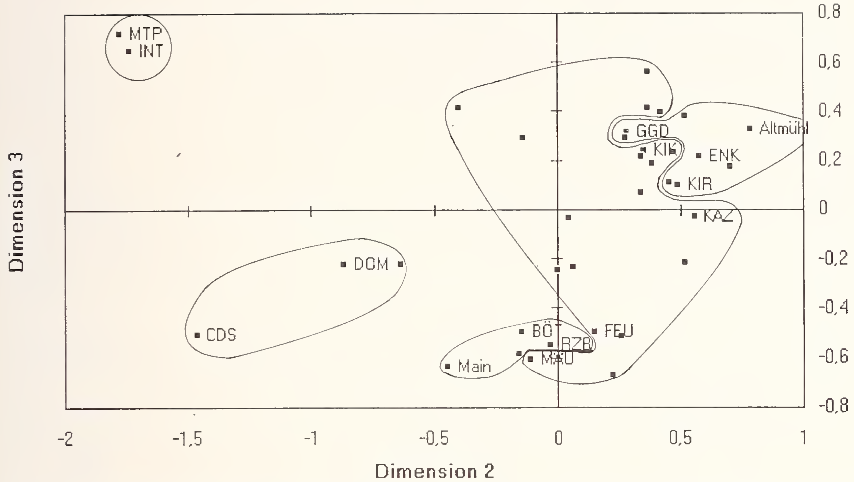


Abb. 20: Multidimensionale Skalierung (Dim. 2 gegen 3) der genetischen Abstände zwischen den Populationen des *Z. transalpina*-Komplexes

auf allen Organisationsstufen des genetischen Materials innerhalb des *Z. transalpina*-Komplexes. In einem zweiten, vom ersten methodisch deutlich unterschiedlichen Teil, wird der direkte Bezug zwischen genetischen Differenzierungs- und geographischen Verbreitungsmustern hergestellt.

Entsprechend der zunehmenden Komplexität der Populationsstruktur, die sich in den verschiedenen (taxonomischen) Hierarchieebenen zu erkennen gibt, fügen sich die populationsgenetischen Einzelanalysen aufeinander aufbauend und sich gegenseitig ergänzend zu einem einheitlichen Gesamtbild der Populationsstruktur.

Die Genotypenstruktur, die populationsgenetischen Basisparameter zur Populationsstruktur, die Ergebnisse aus der F-Statistik und die abgeleiteten indirekten Genflußmaße werden zugunsten einer kompakten Darstellung im Diskussionsteil ausführlicher besprochen, damit Querbezüge besonders hervorgehoben werden können.

Dazu wird im Anhang die komplette „BIOSYS-1"-Steuerdatei aufgeführt (Tab. 12, S. 195), die als Eingabedatei die Absolutzahl der Genotypen zur Berechnung verschiedener populationsgenetischen Basisparameter, u.a. der Heterozygotie, der Allelfrequenzen der Populationsstichproben, und zusätzlich die exemplarische Anweisung zur Berechnung genetischer Abstände enthält.

Ferner befinden sich dort die Tabellen zu den Ergebnissen des Heterogenitäts-Tests der Allelfrequenzen (Tab. 3), der F-Statistik einzelner Allele (Tab. 13 im Anhang, S. 211) und der Inzuchtkoeffizienten ausgewählter Populationen (Tab. 14 im Anhang, S. 214).

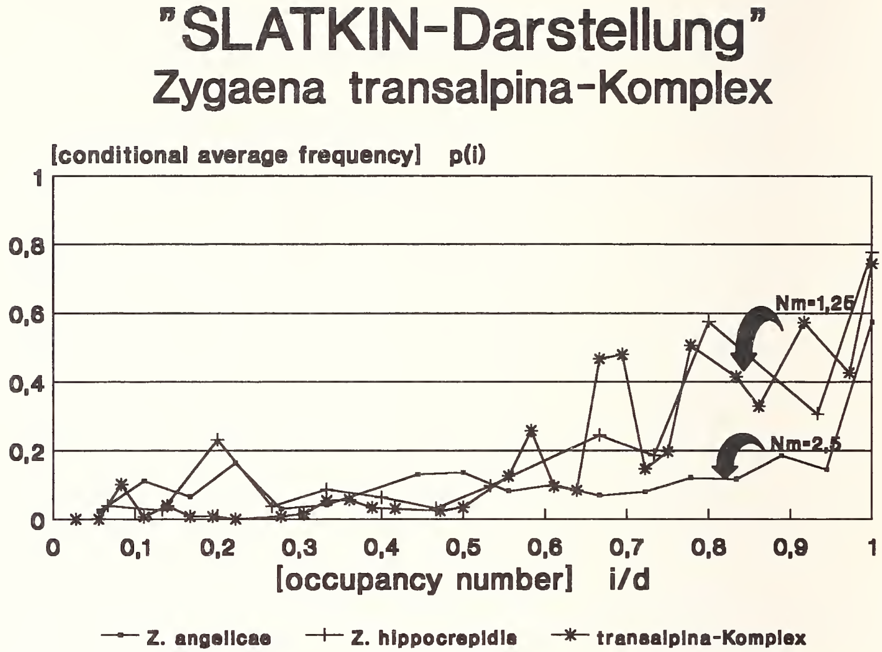


Abb. 21: Graphische Darstellung des qualitativen Ausmaßes des Genflusses (sog. 'Slatkin-Darstellung')

Allgemeine Bemerkungen zur Darstellung der Ergebnisse der geographischen Variationsanalyse

Die geographische Variationsanalyse legt ihren Schwerpunkt auf den strikten Raumbezug der populationsgenetischen Methoden, so daß sie in ihrer Aussagekraft über die bisherigen Methoden hinausgeht und diese sinnvoll ergänzt.

Die Erläuterungen der Ergebnisse zur geographischen Variationsanalyse (GVA) folgen direkt ihrer Präsentation. Die Resultate werden graphisch in „Signaturen" der ungerichteten und in die Form der „Windrosen" der zweidimensionalen räumlichen Korrelogramme umgesetzt.

Die ungerichteten Korrelogramme werden in der konventionellen Weise dargestellt: Aufgrund ihrer Ähnlichkeit untereinander werden sie entweder zu Einzelkorrelogrammen oder zu Korrelogrammpaaren bzw. Clustern in einer gemeinsamen Abbildung gruppiert (s. Abb.22–29), wobei die Zuordnung zu diesen Korrelogrammtypen auf der UPGMA-Clusterung der Matrix ihrer durchschnittlichen Manhattan-Abstände basiert (Abb.31, 41). In analoger Weise wird die Ähnlichkeit der ihnen zugrundeliegenden Allelfrequenz-Oberflächen mit Hilfe der Produkt-Moment-Korrelationen zwischen ihnen abgeschätzt (Abb.30, 40).

Die Darstellung der Korrelogrammgruppen erfolgt getrennt für die beiden Semispezies *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis*, um charakteristische Unterschiede zwischen den räumlichen Mustern in diesen Taxa herauszustellen.

Abweichend hiervon werden die Verhältnisse im gesamten Areal des *Z. transalpina*-Superspezieskomplexes durch ein über alle räumlichen Korrelogramme gemitteltes, ungerichtetes Durchschnittskorrelogramm (Abb.43) sowie die Darstellung signifikanter räumlicher Trends mit Hilfe zweidimensionaler gerichteter Korrelogramme ("Windrosen") verdeutlicht (Abb.47, 48, 50, 51 und 53).

Außerdem werden geographische Variationsmuster zur Beschreibung der Kontaktzonen in Form von Allelfrequenzprofilen aller Allele mit statistisch gesicherter räumlicher Struktur – d. h. mit signifikanten Korrelogrammen – erstellt. Die Auftragung der Allelfrequenzen erfolgt gegen die Lokalitäten entlang den Verknüpfungen nächster Nachbarn innerhalb des Gabriel-Netzwerkes (Abb.13-16). Diese Reihung der Fundorte entspricht Transektdurchquerungen der Kontaktzonen in Mainfranken und in der Altmühlalb, wobei letztere wegen der kleinräumig komplizierten Verzahnung des sekundären Kontaktes in zwei unterschiedlichen Himmelsrichtungen durchschritten wird. In den Abb.54-76 werden mehrere charakteristische Profilformen gezeigt, die nach Ähnlichkeit des Verlaufs der Allelfrequenzen geordnet sind.

Schließlich werden die den 2D-Korrelogrammen zugrundeliegenden Allelfrequenz-Oberflächen im Text beschrieben und einige besonders interessante geographischen Ausschnitte der Oberflächen in dreidimensionalen Reliefs graphisch herausgestellt. Diese Allelfrequenz-Topographien vermitteln zusammen mit den dazugehörigen geographischen Kartenausschnitten einen intuitiv besser faßbaren Eindruck des räumlichen „Variationstyps" der Allelfrequenzen als die klassischen Tortendiagramme zur geographischen Variation (Abb.46, 49, 52 und 77).

Geographische Variationsanalyse der Populationen von *Z. angelicae*

34 signifikante Autokorrelationskoeffizienten I_{MC} mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $P \leq 0{,}05$ aus einer Gesamtzahl von 140 (= 28 variable Allele mal 5 Entfernungsklassen) entsprechen 24,3% und beweisen damit das Vorliegen deutlicher räumlicher Strukturierung der genetischen Variation. Die Werte signifikanter I_{MC} in der Entfernungsklasse 0-41 km sind sämtlich positiv und der Wertebereich reicht von 0,24 bei der Variablen „Allel Acon1-b" bis zu Werten über 0,6 der Variablen Acon2-b, Mdh1-b und Pgm-g (vgl. Hille 1992: Tab. B.5.a). Dieser Befund zeigt an, wie phänetisch ähnlich *Z. angelicae*-Populationen in einem Umkreis von 41 km sind, ungeachtet ihrer jeweiligen Herkunft aus bestimmten (untersuchten!) Regionen ihres Areals. Dieses Bild ändert sich, betrachtet man die Entfernungsklassen 41-121 km und 121-171 km. In diesen Klassen gibt es einen Übergang zu deutlich negativer Autokorrelation und damit zu unterschiedlich differenzierten Populationen. Obwohl es kein einziges Korrelogramm gibt, das die Kriterien eines „echten klinalen" Profils erfüllt – stetig-monotoner, linearer Abfall der Autokorrelationswerte von positiven Werten in den kleinen Entfernungsklassen zu negativen in den großen Entfernungsklassen – zeigen alle Korrelogramme

in den ersten drei Entfernungsklassen diese Monotonie und erreichen bei großen Entfernungen keine signifikant positiven Autokorrelationswerte mehr (vgl. Hille 1992: Tab. B.5.a).

Im einzelnen lassen sich 12 signifikante Korrelogramme mehreren Gruppen von Korrelogrammtypen zuordnen, die untereinander stark verschieden sind (UPGMA-Clusterniveau der Manhattan-Abstände ≥ 0,144; s.Abb.31; vgl. Hille 1992: Tab. B.6.b); begleitend werden die korrespondierenden Allelfrequenzoberflächen innerhalb des Areals von *Z. angelicae* beschrieben. Das Ergebnis zeigt Abb.22.

Das Korrelogrammpaar 1 (s.Abb.22) besteht aus den Allelen Pgm-c und Mdh2-c, deren Manhattan-Abstand nur 0,056 beträgt (vgl. Hille 1992: Tab. B.6.b). Beide Allele zeigen mäßige, positive Autokorrelation zwischen den Populationen bis zu einer Entfernung von 121 km. Über diese Entfernung hinaus werden die Populationen deutlich unähnlich, was sich auch bei noch größeren Entfernungen (bis ≈ 600 km) nicht mehr ändert. Die Allelfrequenzoberflächen von Pgm-c und Mdh2-c sind charakterisiert durch unterschiedliche Mittelwerte und Differentiale (hier: der Unterschied zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Wert der an den einzelnen Fundorten angenommenen Allelfrequenzen). Mdh2-c läßt sich als Allel geringer Häufigkeit beschreiben mit einem Mittelwert von 0,055 ± 0,055 bei einer Bereichsspanne angenommener Allelfrequenzwerte von fehlendem Vorkommen,

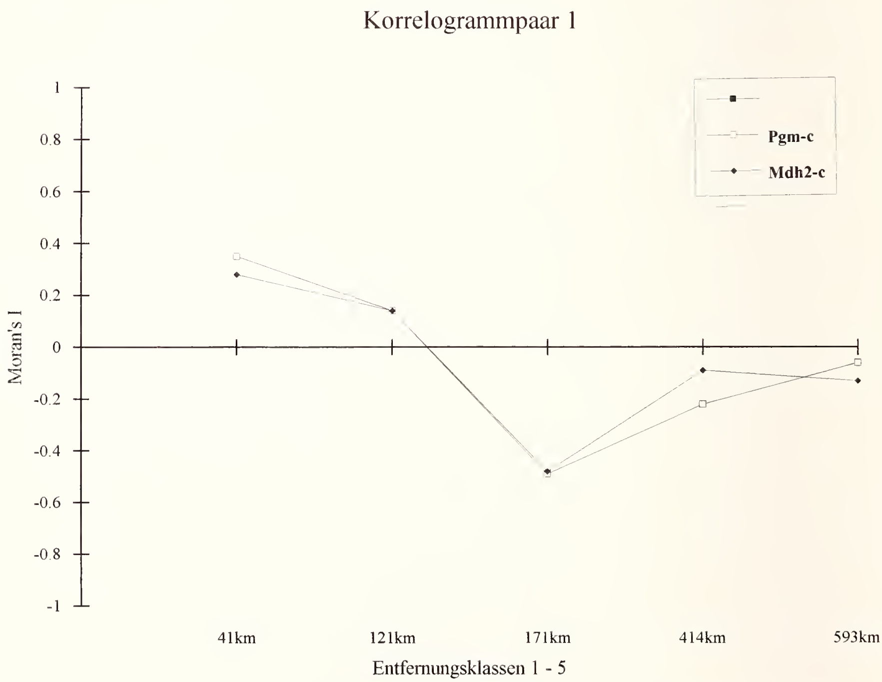


Abb. 22: Ungerichtetes Korrelogrammpaar 1 der Allele Pgm-c und Mdh2-c von *Z. angelicae*.

z. B. in den Populationen Katzental, Seewaldsee und St. Egyden, und dem Maximum von 0,176 in der Population Feuerthal. Die Oberfläche Pgm-c erreicht mittlere Allelfrequenzen im untersuchten geographischen Raum (0,175 ± 0,12) mit einem Minimum von 0,036 (Population Velden, nördliche Frankenalb) und einem Maximalwert von 0,5 in der Population Mäusberg, Mainfranken. Für beide Allelfrequenzoberflächen gilt, daß es lokal und regional beträchtliche Schwankungen in der Höhe der Allelfrequenzen gibt, die einer einheitlichen Charakterisierung der Allelfrequenz-Topographie entgegenstehen.

Vergleichbare Signaturen, wenn auch mit unterschiedlichen I_{MC}-Werten, zeigen die drei einzelnen Korrelogramme Mdh1-b, Acon2-b und Pgm-g (Abb.23-25).

Die Populationen sind bezüglich der Variablen Mdh1-b (Abb.23) und Acon2-b (Abb.24) in den ersten beiden Entfernungsklassen positiv autokorreliert, werden dann aber in Entfernungen zwischen 121 und 171 km stark unähnlich, und bleiben dies auch über noch größere Entfernungen hinweg, allerdings nicht mehr mit dieser Deutlichkeit. Das Allel Mdh1-b zeigt eine klinale Oberfläche mit hohen Allelfrequenzen in Mainfranken und der nördlichen Frankenalb, etwas unter dem Durchschnitt von 0,535 ± 0,21 liegende Werte im Altmühltal und dem Fränkischen Jura, sowie wieder deutlich darüber lie-

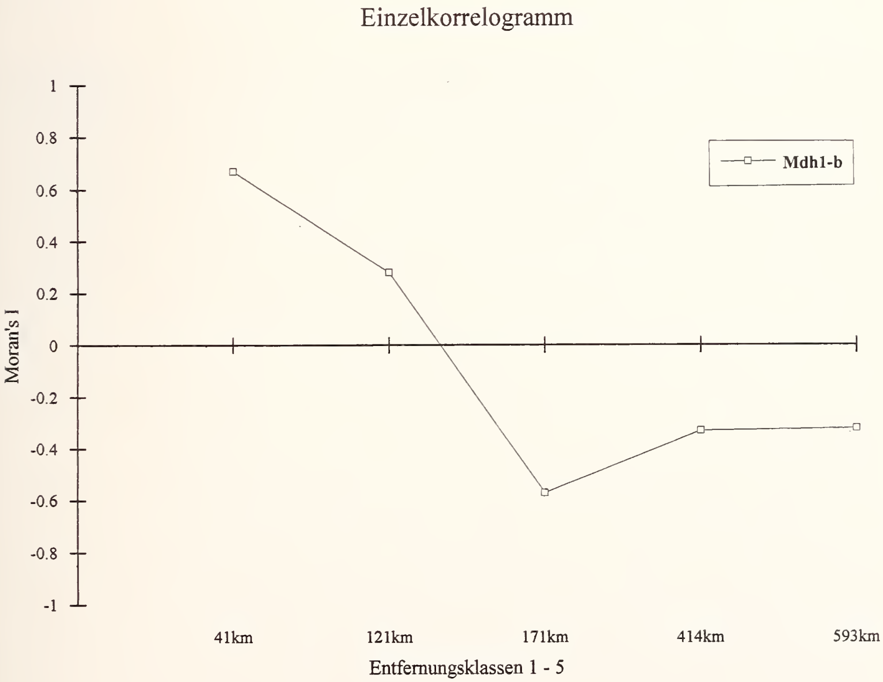


Abb. 23: Ungerichtetes Einzelkorrelogramm des Allels Mdh1-b von *Z. angelicae*.

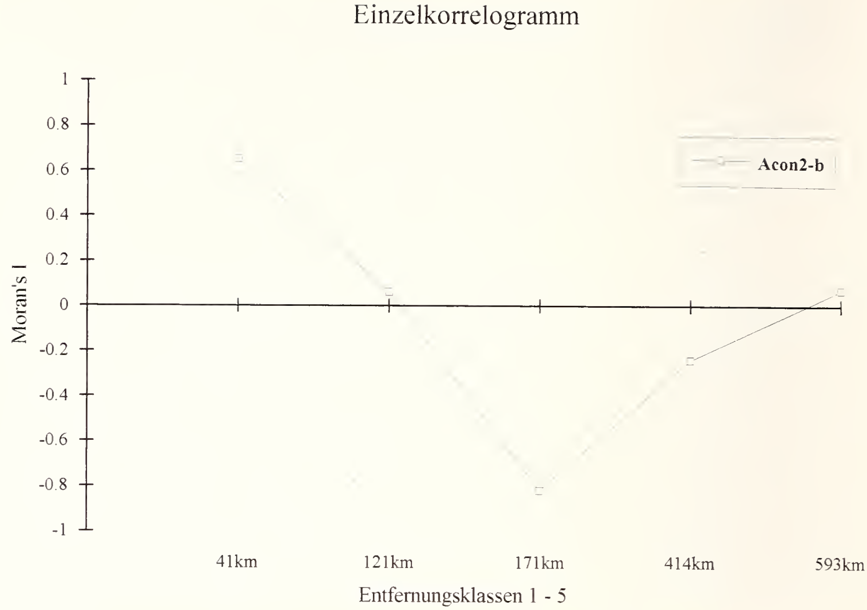


Abb. 24: Ungerichtetes Einzelkorrelogramm des Allels Acon2-b von *Z. angelicae*.

gende Werte in Österreich und der Slowakei. Das Allelfrequenz-Differential beträgt 0,658, mit der niedrigsten Allelfrequenz von 0,237 in der Population Lungsdorf, nördliche Frankenalb, und dem Höchstwert von 0,895 in Bukova, Slowakei. Die Oberfläche des Allels Acon2-b kennzeichnen Frequenzen oberhalb des Mittelwertes der Oberfläche von 0,252 $\pm$ 0,19 in Mainfranken und deutlich unter dem Mittel liegende Werte im Altmühltal. Im Raum Regensburg, sowie im Areal der nominotypischen *Z. a. angelicae* steigen die Allelfrequenzen wieder in den Werten an und erreichen in der Population Seewaldsee eine Höhe von 0,573. Die Spannbreite dieser Variablen liegt bei 0,534 und ist damit etwas kleiner als diejenige von Mdh1-b. Allerdings liegt das Niveau der Allelfrequenz-Werte dieser Oberfläche tiefer als das der ähnlichen Oberfläche Mdh1-b; Minimum und Maximum liegen bei 0,086 (Population Velburg, nördliche Frankenalb) und 0,620 (Population Himmelstadt, Mainfranken).

Im Profilverlauf den vorhergehenden Korrelogrammen ungefähr vergleichbar, weicht das Einzelkorrelogramm Pgm-g (Abb.25) insofern stark von ihnen ab, als der Vorzeichenwechsel zwischen hohem positiven und hohem negativen I_{MC} schon beim Übergang zwischen Entfernungen von 41 bis 121 km erfolgt. Ebenso ist der negative Autokorrelationskoeffizient in der dritten Entfernungsklasse von 121 bis 171 km signifikant, während die letzten beiden Koeffizienten nicht signifikant sind (vgl. Hille 1992: Tab. B.5.a). Die zugrundeliegende Allelfrequenzoberfläche zeigt um den Oberflächen-Mittelwert von 0,578 $\pm$ 0,17 fluktuierende Werte in Mainfranken und etwas ansteigende Werte im nördlichen und südlichen Teil des Fränkischen Jura. Werte, die

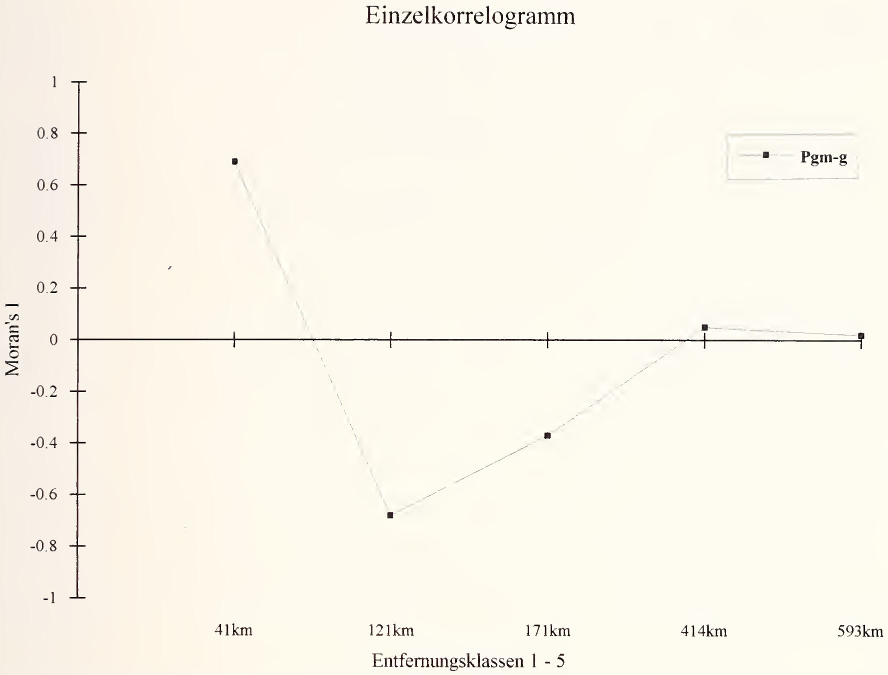


Abb. 25: Ungerichtetes Einzelkorrelogramm des Allels Pgm-g von *Z. angelicae*.

Abb. 26: Ungerichtetes Einzelkorrelogramm des Allels Pgm-h von *Z. angelicae*.



ebenfalls um den Mittelwert schwanken, findet man in Österreich und der Slowakei. Das Allelfrequenz-Differential von 0,554 gleicht dem der vorhergehenden Oberflächen. Die höchste Allelfrequenz erreicht die Population Pottenstein im Nordteil des Fränkischen Jura.

Im Korrelogramm der Variablen Pgm-h (Abb.26) gibt es ebenfalls eine positive Autokorrelation der Allelfrequenzen in einer Entfernung zwischen 0 und 41 km, und gleichbleibend schwach negative Autokorrelation bei größeren Entfernungen als 41 km. Die Oberfläche Pgm-h nimmt nur im Fränkischen Jura und Altmühltal positive Werte bis zu einer maximalen Frequenz von 0,243 im Katzental (Altmühl) an.

Außerdem gibt es noch drei weitere Profiltypen untereinander verschiedener Korrelogrammpaare. Das Korrelogrammpaar 2 (Abb.27) besteht aus den Allelen Hk-c und Acon1-b; es gleicht dem Profil eines Korrelogramms, das Regionen eines bestimmten Durchmessers ("X-Achsenabschnitt": das ist der Abstand in Längeneinheiten, der durchlaufen werden muß, bevor die Variable ihre Ähnlichkeit im Wert mit ihrem Meßwert am Ausgangspunkt verliert; Sokal & Wartenberg 1983) kennzeichnet, außerhalb derer die Populationen sehr unterschiedliche Allelfrequenzen annehmen (Isolation-durch-Entfernung). So zeigt die Oberfläche von Hk-c einen Bereich im Zentrum des fränkischen Jura mit relativ hohen Allelfrequenzen von ungefähr 0,6, während das Allel an den übrigen Standorten fast bis ganz verschwindet. Ähnlich verhält es sich mit der Variablen Acon1-b, einem häufigen Allel von *Z. angelicae*

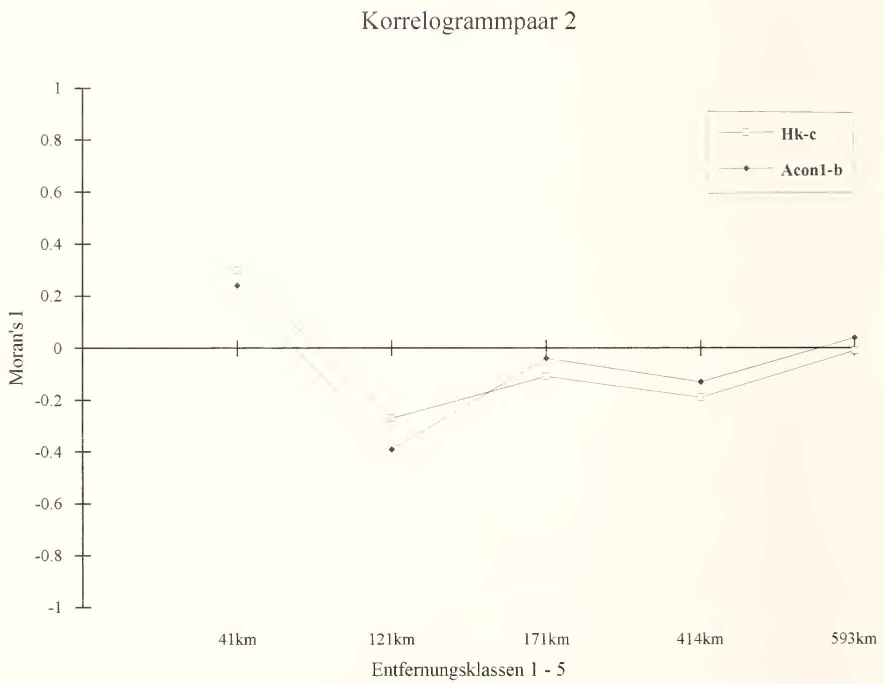


Abb. 27: Ungerichtetes Korrelogrammpaar 2 der Allele Hk-c und Acon1-b von *Z. angelicae*.

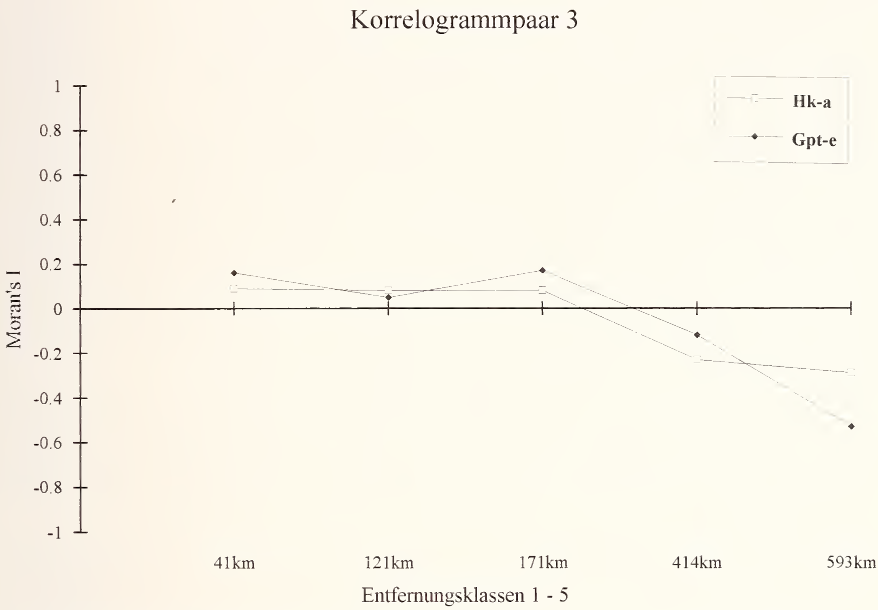
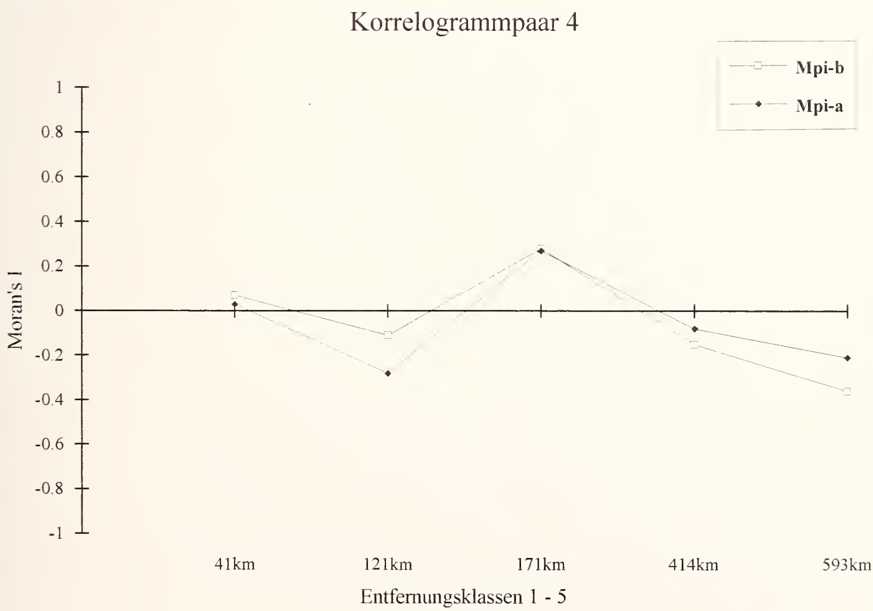


Abb. 28: Ungerichtetes Korrelogrammpaar 3 der Allele Hk-a und Gpt-e von *Z. angelicae*

Abb. 29: Ungerichtetes Korrelogrammpaar 4 der Allele Mpi-a und b von *Z. angelicae*.



mit einer Spannbreite der Frequenzen von 0,436 bei einem Mittelwert von 0,167 ± 0,13. Bei diesem Allel gibt es eine Region niedriger Werte in der nördlichen und zentralen Frankenalb (Minimum Population Pottenstein mit einer Allelfrequenz von 0,02) und höheren Werten für die übrigen Populationen des Areals von *Z. angelicae* (Maxima von 0,4 bei den Populationen Gambach, Mainfranken, Katzental im Altmühltal und St. Egyden im Wiener Bekken).

Das Korrelogrammpaar 3 (Abb.28), bestehend aus den Variablen Hk-a und Gpt-e, zeigt eine Signatur schwach positiver I_{MC}-Werte bis zu Entfernungen von 171 km und schwach negativer I_{MC}-Werte bei Entfernungen bis 593 km. Die Variablen Hk-a und Gpt-e demonstrieren jeweils weitgehend homogene Oberflächen mit niedrigeren Allelfrequenzen an der Peripherie des Areals in Mainfranken und im Osten, d. h. im Wiener Becken und der Slovakei. Der Oberflächen-Mittelwert von Hk-a beträgt 0,147 ± 0,13, der von Gpt-e 0,531 ± 0,11. Die Spannbreiten der an den verschiedenen Lokalitäten angenommenen Allelfrequenzen ist ungefähr gleich groß, etwa 0,38.

Das Korrelogrammpaar 4 aus Mpi-a und Mpi-b (Abb.29) demonstriert als letzter Korrelogrammtyp ein Muster mit schwach negativen Autokorrelationswerten in der Entfernungsklasse 41–121 km, aber deutlich positiver Autokorrelation in der Entfernungsklasse 121–171 km. Die übrigen I_{MC}-Werte sind nicht signifikant.

Betrachtet man die Variablen-Oberflächen, d. h. die Topographie der Verteilung der Allelfrequenzen im geographischen Raum – nun in Bezug auf mögliche Zusammenhänge – so läßt sich für *Z. angelicae* folgendes feststellen:

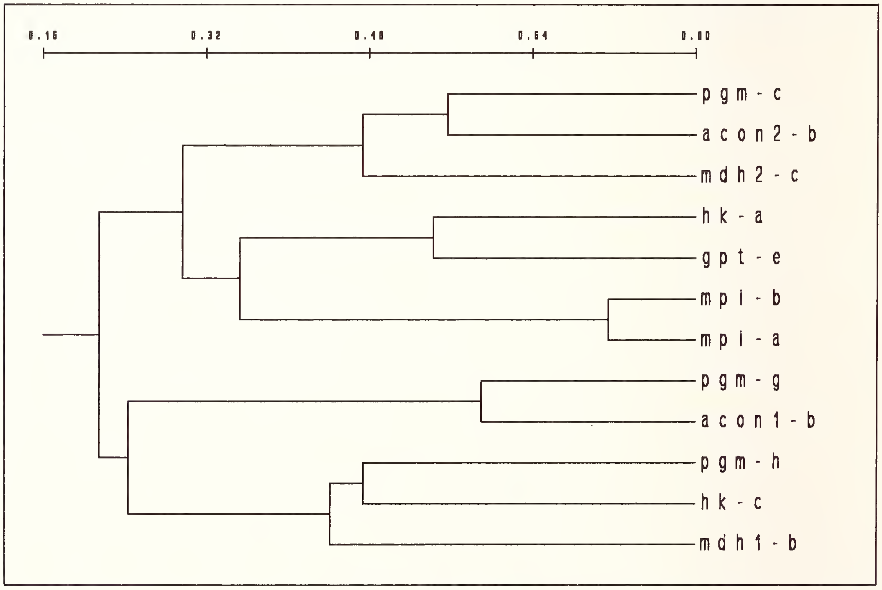


Abb. 30: Ähnlichkeits-Cluster der absoluten Produkt-Moment-Korrelationen zwischen den Allelfrequenz-Oberflächen von *Z. angelicae*.

Die Ähnlichkeit der Allelfrequenz-Oberflächen, berechnet als Produkt-Moment-Korrelation zwischen allen Paaren von Variablen über die Menge der Untersuchungsorte, ist nicht sehr groß (s. Abb.30; vgl. Hille 1992: Tab. B.6.a).

Nur die Variablen-Oberflächen Mpi-a und Mpi-b sind signifikant negativ korreliert (s. Hille 1992: Tab. B.6.a: -0,715), ein Zeichen ihrer weitgehenden Komplementarität (vgl. Hille 1992: Tab. B.2). Das Nebenallel Mpi-a zeigt in Mainfranken, der Franken- und der Altmühlalb Frequenzschwankungen in der unten aufgeführten Spannweite. Seine Allelfrequenz nimmt in unterschiedlichen Teilbereichen des Areals von *Z. angelicae* den Wert Null an (s.u.). Mpi-b ist neben Mpi-c eins der beiden häufigeren Allele von *Z. angelicae* mit sehr hohen Werten im Kernareal der Nominatform und mittleren, deutlich schwankenden Frequenzen im Bereich der Subspezies *rhatisbonensis.* Im einzelnen besitzen die beiden Variablen Mpi-a und Mpi-b in dem untersuchten Areal von *Z. angelicae* Mittelwerte von 0,095 ± 0,1 und 0,552 ± 0,19. Einzelne Allelfrequenzen von Mpi-a schwanken von Fundort zu Fundort mit einer Spanne von 0,386 zwischen den Minima von 0 der Lokalitäten Eisenhammer und Pottenstein (beide Fränkische Alb), sowie St. Egyden und Bukova (Populationen der Nominatform *Z. a. angelicae*) und dem Maximum von 0,386 bei Himmelstadt (Mainfranken). Das Minimum von Mpi-b findet man in der Population Himmelstadt (0,227), das Maximum bei Bukova (0,933), die Spanne beträgt 0,706. Das Cluster dieser beiden Oberflächen korrespondiert, wie theoretisch zu erwarten, mit dem entsprechenden Korrelogrammcluster, das allerdings kein deutliches räumliches Muster beschreibt (s. Abb.31). Die übrigen Oberflächen sind nicht bis nicht ausreichend korreliert (0,215 ‹ r ‹ 0,590).

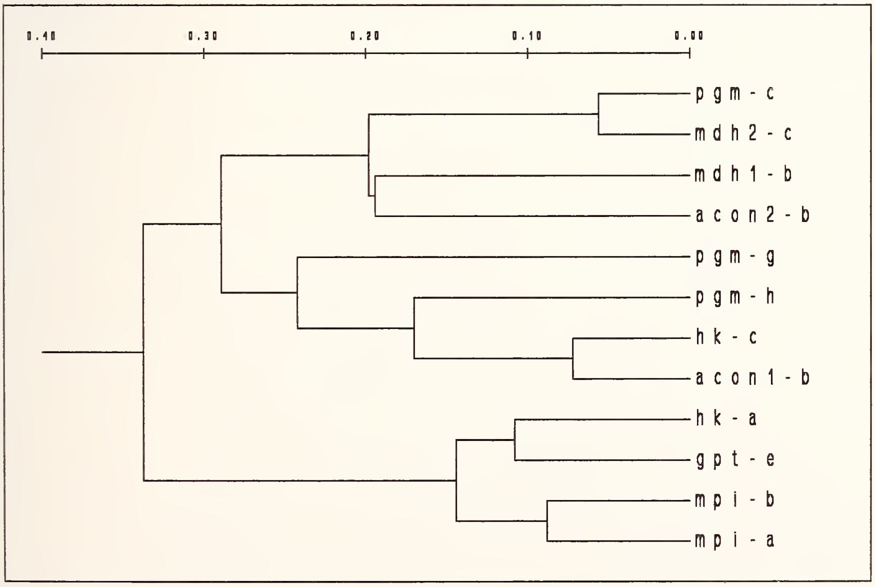


Abb. 31: Ähnlichkeits-Cluster der Manhattan-Abstände zwischen signifikanten Korrelogrammen von *Z. angelicae*.

Es läßt sich also festhalten, daß die Variablen-Oberflächen von *Z. angelicae* unabhängig voneinander sind. Die in den Oberflächen erkennbaren räumlichen Muster in Form der Korrelogramme dieser Variablen unterscheiden sich sehr ausgeprägt voneinander, obwohl es unter diesen verschiedenen Clustern einzelne Bildungen von Korrelogrammen gibt, die paarweise ähnliche Signaturen aufweisen. Eine Korrespondenz dieser Einzelkorrelogramme und Korrelogrammpaare zu entsprechenden Oberflächenclustern besteht mit Ausnahme der Variablen Mpi-a und Mpi-b nicht (s. Abb.32).

Als Quintessenz der geographischen Variationsanalyse der *Z. angelicae*-Populationen zeichnet sich ab, daß voneinander unabhängige Variablen-Oberflächen eine Vielzahl unterschiedlicher Muster aufweisen, mit der Besonderheit, daß einige dieser Muster durch eine höhere Ähnlichkeit mit bestimmten anderen Mustern als mit dem übrigen Rest gekennzeichnet sind.

Geographische Variationsanalyse der Populationen von *Z. hippocrepidis*

Mit einem Anteil von 27,2% signifikanter Autokorrelationskoeffizienten (34) aus einer möglichen Gesamtzahl von 125 ist *Z. hippocrepidis* geographisch etwas stärker strukturiert als *Z. angelicae*. Im Unterschied zu *Z. angelicae* ist der Strukturaufbau aber gänzlich anderer Natur, wie unten genauer ausgeführt wird. Es gibt aufgrund des Bonferroni-Kriteriums 14 Allelfrequenz-Oberflächen mit statistisch gesicherten räumlichen Mustern. Zum generellen Verlauf dieser Korrelogramm-Signaturen lassen sich folgende Angaben machen:

Wie bei *Z. angelicae* sind alle signifikanten Autokorrelationskoeffizienten der Entfernungsklasse von 0 bis 21 km deutlich positiv. Dies bedeutet, daß

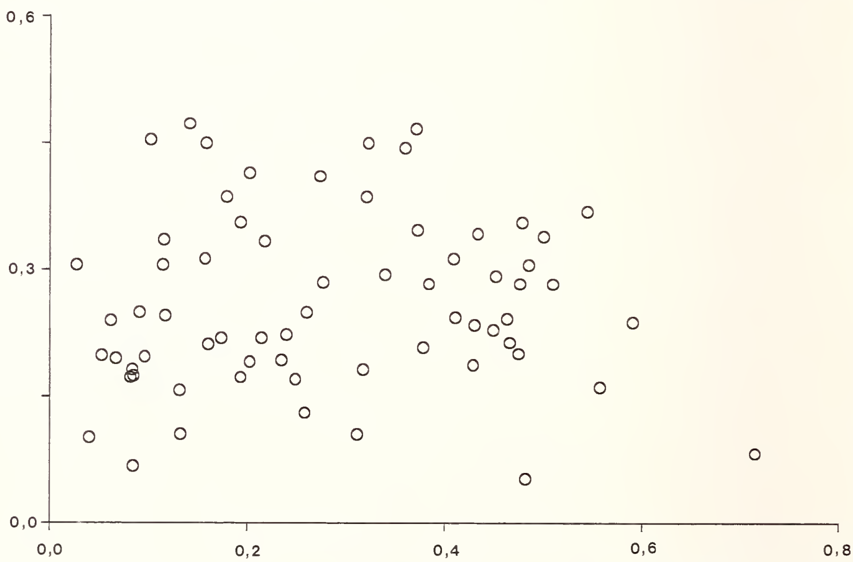


Abb. 32: Diagramm der Korrespondenz zwischen Oberflächen (Abszisse) und Korrelogrammen (Ordinate) von *Z. angelicae*.

man sich im Areal von *Z. hippocrepidis*, von einer beliebigen geographischen Position ausgehend, mindestens 21 Kilometer im Durchmesser von dieser Lokalität entfernen muß, um auf andere Populationen zu treffen, die sich in ihren Allelfrequenz-Verteilungen merklich von der Population des Ausgangsortes unterscheiden. In den Grenzen der Entfernungsklasse 21-139 km wandeln sich die Verhältnisse; die positive Autokorrelation, d. h. die Ähnlichkeit der Populationen nimmt ab, die I_{MC}-Werte pendeln sich auf nicht-signifikante Werte um Null bzw. darunter ein, um ab Entfernungen von 139-163 km eindeutig negativ zu werden, was eine Unähnlichkeit der Populationen ausdrückt. In den höheren Entfernungsklassen bis 878 und 1065 km bleiben die Autokorrelationskoeffizienten negativ, allerdings ist die Höhe der Werte sehr unterschiedlich, und entsprechend ist der Signaturverlauf der Korrelogramme uneinheitlich. Auch bei *Z. hippocrepidis* gibt es strenggenommen keine „klinalen Korrelogramme", obwohl die Variablen Mpi-b, Pgm-g und Acon1-b dieser Signatur sehr nahe kommen (s.u.). Aber es gibt – wie schon erwähnt – den generellen Befund, daß die I_{MC}-Werte über die ersten drei Entfernungsklassen monoton zu negativen Werten hin abnehmen (vgl. Hille 1992: Tab. B.5.b).

Es lassen sich folgende Korrelogrammtypen beschreiben: Die UPGMA-Clusteranalyse bildet auf der Basis der Manhattan-Abstände zwischen allen si-

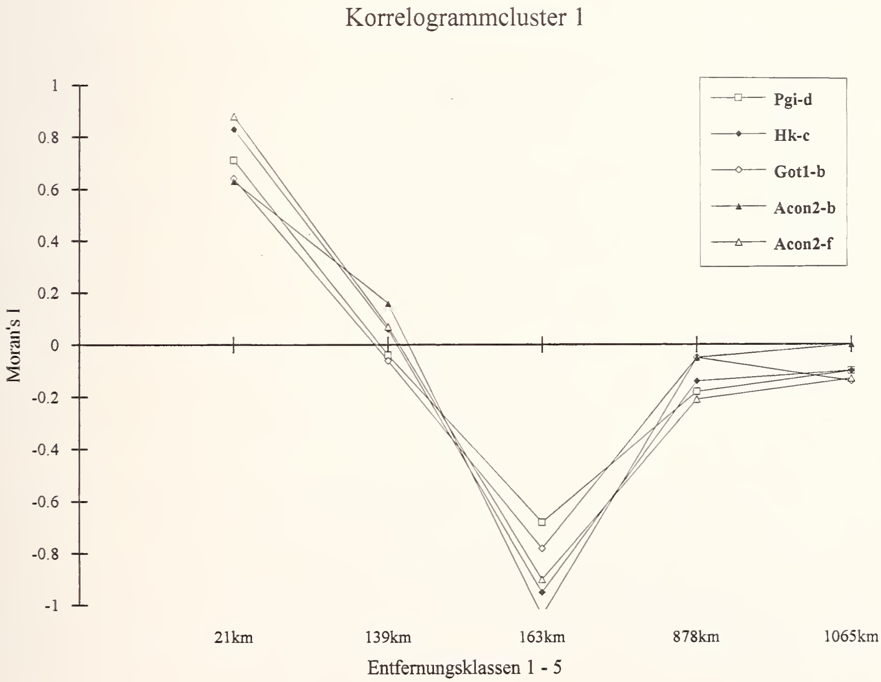


Abb. 33: Ungerichtetes Korrelogramm-Cluster 1 der Allele Pgi-d, Hk-c, Got1-b, Acon2-b und f von *Z. hippocrepidis*.

gnifikanten Korrelogrammen zwei verschiedene Korrelogramm-Cluster, ein Korrelogrammpaar und vier unterschiedliche Einzelkorrelogramme, die keinem der vorhergenannten Clustern zuzuordnen sind.

Das Korrelogrammcluster 1 (Abb.33) besteht aus den fünf Variablen Pgi-d, Hk-c, Got1-b, Acon2-b und Acon2-f. Die durchschnittliche Ähnlichkeit dieser Signaturen, gemessen als mittlerer Manhattan-Abstand jeder Korrelogramm-Kombination, ist ≤ 0,198 (s. Abb.41). Die Korrelogramme dieses Clusters zeigen einen monotonen Abfall der I_{MC}-Werte von hohen positiven zu hohen negativen Werten in den Entfernungsklassen 1-3. Der weitere Verlauf der Signaturen deutet auf umlaufende Kline [circular clines] der in Frage kommenden Allele hin, d.h. die Oberflächen-Regionen hoher (oder niedriger) Allelfrequenzen liegen kreisförmig angeordnet um ein lokales Zentrum tiefer (bzw. hoher) Werte, so daß die Allelfrequenz-Oberflächen im Zentrum die Form von „Senkungen [depressions]" bzw. „Erhebungen [mounds]" bekommen (Sokal & Oden 1978; vgl. Abb.52 und Abb.77).

Betrachtet man die Allelfrequenzoberflächen im einzelnen, so bestätigt sich diese spezielle räumliche Verteilung der Allelfrequenzen: Die Variablen Got1-b und Acon2-f können mit Häufigkeiten über 70% als Hauptallele innerhalb des *Z. hippocrepidis*-Zweiges gelten (vgl. Hille 1992: Tab. B.2). Dabei besitzen sie eine eigentümliche geographische Verteilung. Got1-b erreicht in den peripheren Populationen in Spanien und Frankreich sowie in Nordbaden an der nordöstlichen Verbreitungsgrenze am Main sehr hohe Frequenzen bis zur Fixierung dieses Allels, während die Frequenzen dieses Allels an den Standorten im Altmühltal überall niedriger sind. Der Allelfrequenz-Mittelwert der Oberfläche ist 0,887 ± 0,095 bei einer geringen Spannbreite von 0,240 zwischen dem Minimum von 0,76 (Population Kinding, KIR) und dem Maximum von 1,0 (Nordbaden, Atlantikküste). Auffallend ist, daß es genau an den Grenzen der Kontaktzone scharfe Merkmalsstufen gibt, mit einer abrupten Umkehr der Profilverläufe der Allelfrequenzen (s. Abb.68) von Got1-b. Die topographische Oberfläche der Variablen Acon2-f entspricht der vorhergehenden, wenn man jene invertiert, wie sich bildlich ausgedrückt, etwa die Finger eines Handschuhs beim Abziehen von der Hand umstülpen. Man erhält also an der Peripherie des untersuchten Areals sehr niedrige Werte, hingegen erreicht das Allel Acon2-f im Altmühltal Häufigkeiten um 70%. Zu beachten ist, daß dieses Allel im Bereich von *Z. angelicae* im Schnitt nur eine Frequenz von 0,056 ± 0,095 hat (vgl. Hille 1992: Tab. B.2).

Die Variablen Mpi-b, Pgm-g und Acon2-b besitzen Allelfrequenzen-Oberflächen unterschiedlicher Mittelwerte (Mpi-b: 0,386 ± 0,31; Pgm-g: 0,185 ± 0,17; Acon2-b: 0,205 ± 0,268) mit ausgeprägten Unterschieden in den Extremwerten der Verteilungen (Mpi-b: 0 – 1,0; Pgm-g: 0 – 0,441; Acon2-b: 0 – 0,719). Die Minima von Mpi-b und Acon2-b finden sich im Altmühltal und die Maxima an der Peripherie des *hippocrepidis*-Areals; die Oberfläche von Pgm-g kennzeichnen genau umgekehrte Verhältnisse. Das Korrelogramm von Acon2-b fällt aufgrund seiner Signatur in das Cluster 1; die parallel verlaufenden, klinalen Korrelogramme Mpi-b und Pgm-g bilden das gemeinsame Korrelogrammpaar 1 (Abb.34: Manhattan-Abstand 0,143). Die Ober-

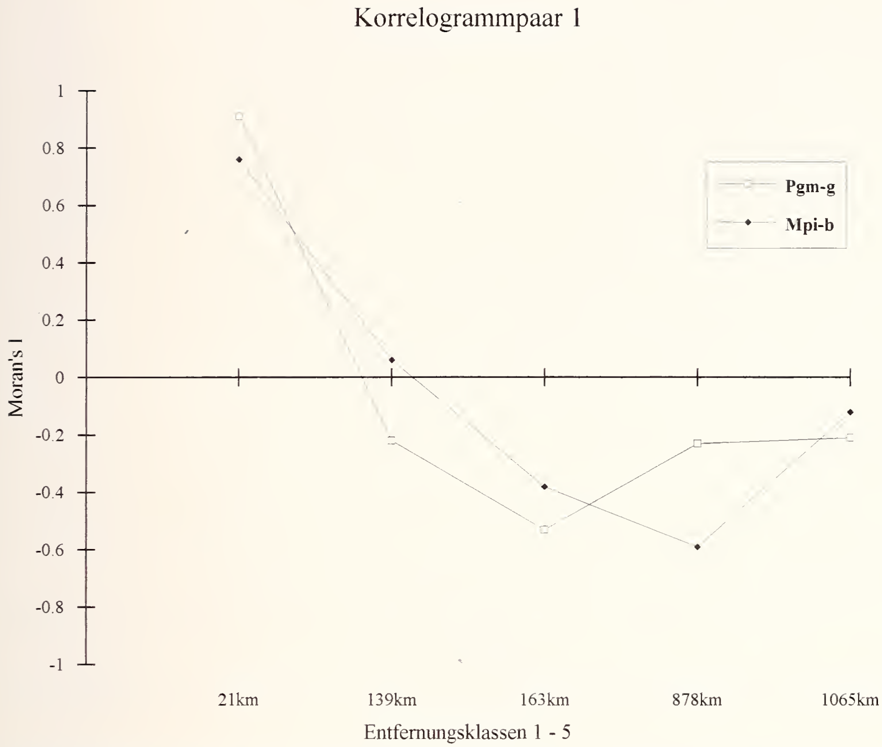


Abb. 34: Ungerichtetes Korrelogrammpaar 1 der Allele Pgm-g und Mpi-b von *Z. hippocrepidis.*

flächen der *hippocrepidis*-Nebenallele Pgi-d (Mittelwert der Oberfläche: 0,106 ± 0,12) und Hk-c (Mittelwert der Oberfläche: 0,084 ± 0,084) zeigen einen parallelen Verlauf. Die niedrigsten Werte nehmen die Oberflächen in Nordbaden und in Spanien und Frankreich an, während sich die Populationen des Altmühltals durch höhere Allelfrequenzen auszeichnen. Die Mittelwerte der entsprechenden Oberflächen von *Z. angelicae* liegen für Pgi-d bei 0,017 ± 0,045, für Hk-c bei 0,102 ± 0,210.

Das Korrelogrammcluster 2 (Abb.35) besteht aus drei Signaturen mit einem kleinen mittleren Manhattan-Abstand von 0,089; die Signaturen charakterisieren in etwa einen „Isolation-durch-Entfernung"-Prozeß für die betreffenden Allele mit einem X-Achsenabschnitt (s.o.) von 21 bis 139 km. Wie zu erwarten, unterscheiden sich die Populationen der Lokalitäten, welche in Entfernungen bis 139 km auseinanderliegen (das betrifft in erster Linie die Populationen in Nordbaden und im Altmühltal), deutlich in den Häufigkeiten der Allele Mdh1-b, Pgi-f und Gpt-e. Die Allelfrequenzen dieser Allele liegen im Altmühltal meist unter den Durchschnittswerten der Oberflächen, in Nordbaden häufiger darüber (Mdh1-b: 0,878 ± 0,095; Pgi-f: 0,830 ± 0,167; Gpt-e: 0,265 ± 0,190). Die Allelfrequenz-Differentiale von Mdh1-b und Pgi-f, zwei-

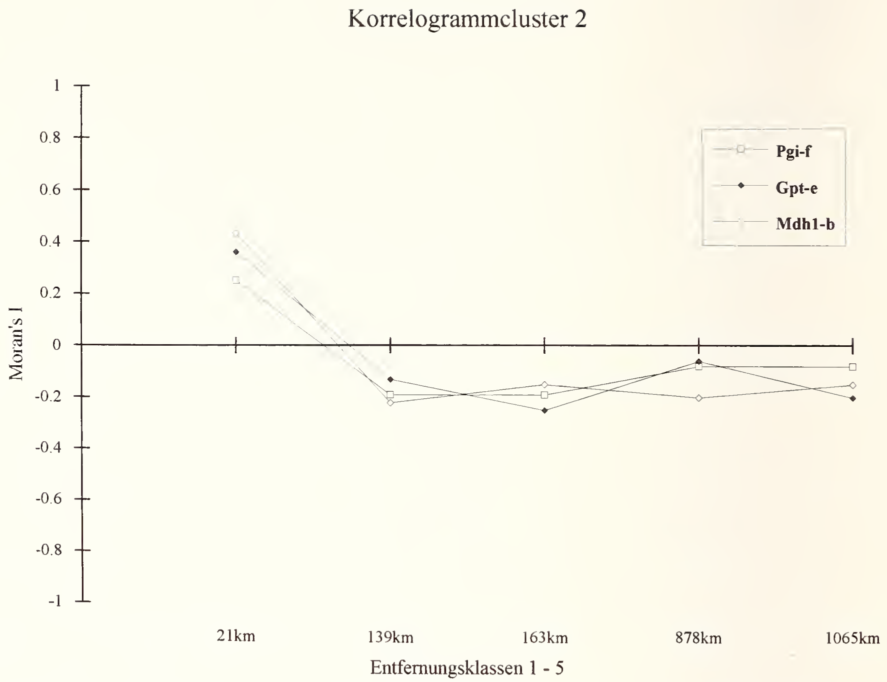


Abb. 35: Ungerichtetes Korrelogramm-Cluster 2 der Allele Pgi-f, Gpt-e und Mdh1-b von *Z. hippocrepidis.*

er *hippocrepidis*-Hauptallele, unterscheiden sich um den Faktor 2 (Mdh1-b: Spannbreite 0,267 vom Minimum 0,733 bis zum Maximum 1,0; Pgi-f: Spannbreite von 0,490 zwischen niedrigster Allelfrequenz von 0,51 bis zur Fixierung des Allels 1,0); die Spannbreite der räumlichen Verteilung der Allelfrequenzen von Gpt-e ist noch einmal um den Faktor 1,2 größer (0,6 = max. - min.= 0,6 – 0), allerdings bewegt sich diese Spanne zwischen Werten eines niedrigeren Allelfrequenz-Niveaus (s. Mittelwert).

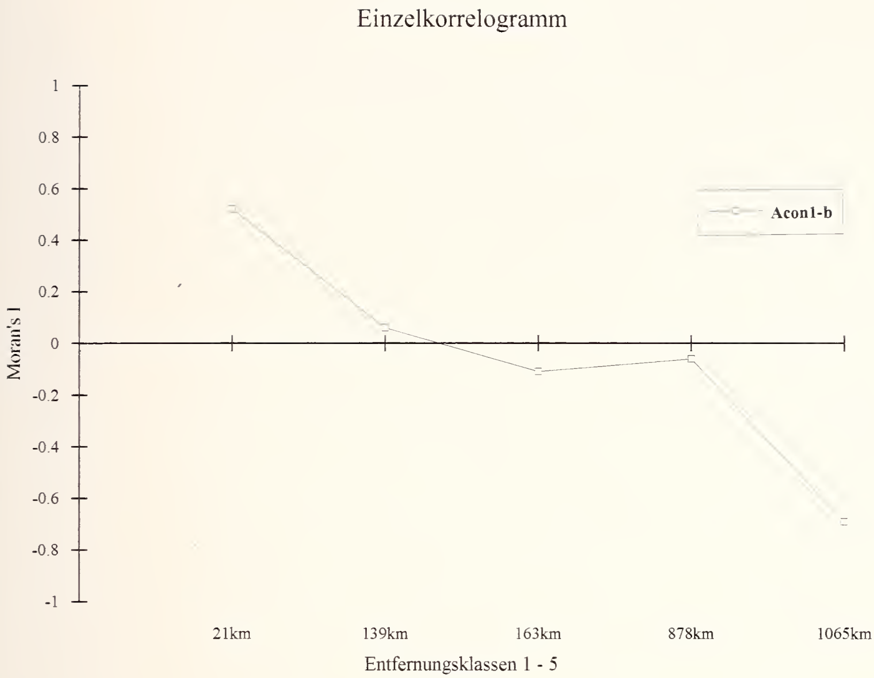
Die übrigen vier Einzelkorrelogramme, die untereinander sehr unterschiedlich und jedes für sich keinem der vorhergehenden Cluster ähnlicher Korrelogramme zuzuordnen ist, zeigen keine eindeutigen räumlichen Muster wie die schon besprochenen Variablen. Überwiegend entdeckt man schwache klinale Verläufe der Signaturen.

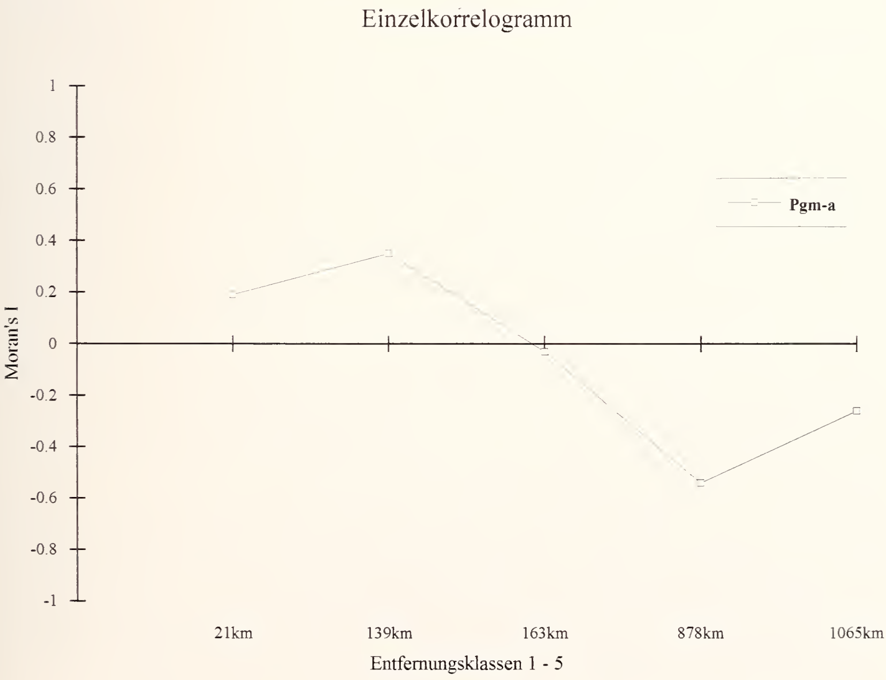
Am deutlichsten zeigen sich diese schwach ausgeprägten Trends bei den Allelen Acon1-b (Abb.36), einem der beiden Allele des Locus Acon1, und Pgm-a (Abb.37), einem der beiden häufigsten Allele im *Z. hippocrepidis*-Zweig des Genortes Pgm. Hier erfolgt eine annähernd kontinuierliche Ab-

---

Abb. 36: Ungerichtetes Einzelkorrelogramm des Allels Acon1-b von *Z. hippocrepidis.*

Abb. 37: Ungerichtetes Einzelkorrelogramm des Allels Pgm-a von *Z. hippocrepidis.*


Einzelkorrelogramm
Acon1-b
Moran's I
1
0.8
0.6
0.4
0.2
0
-0.2
-0.4
-0.6
-0.8
-1
21km
139km
163km
878km
1065km
Entfernungsklassen 1 - 5


Einzelkorrelogramm
Pgm-a
Moran's I
1
0.8
0.6
0.4
0.2
0
-0.2
-0.4
-0.6
-0.8
-1
21km
139km
163km
878km
1065km
Entfernungsklassen 1 - 5

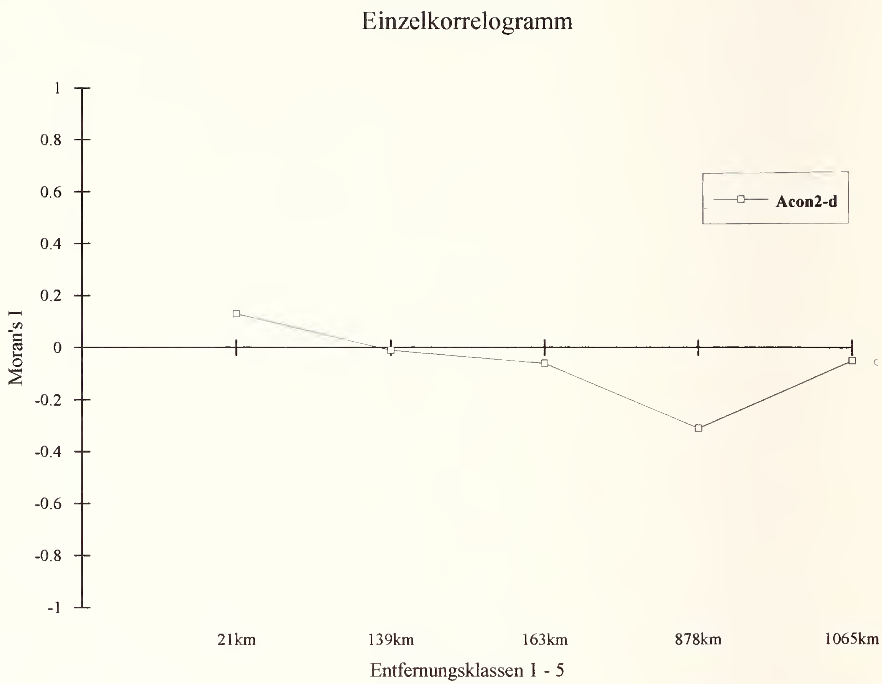


Abb. 38: Ungerichtetes Einzelkorrelogramm des Allels Acon2-d von *Z. hippocrepidis.*

nahme der Autokorrelationskoeffizienten von positiven Werten in den ersten beiden Entfernungsklassen bis zu negativen Werten in den Entfernungsklassen 3 bis 5. Die Oberflächen besitzen folgende Kenngrößen: Das Spektrum der auf der Oberfläche eingenommenen Allelfrequenz-Werte der Populationen umspannt bei dem Allel Acon1-b den großen Wertebereich von 0 bis 0,977, bei Pgm-a liegt dieser Bereich zwischen dem Minimum von 0 und dem Maximum von 1,0. Die Variable Acon2-d (Abb.38) zeigt aufgrund mäßiger Unterschiede in den Häufigkeiten des Allels an den verschiedenen Fundorten (Mittelwert 0,302 $\pm$ 0,182 mit einem Allelfrequenz-Differential von 0,650 = 0,661 – 0,011) einen schwach klinalen Signaturverlauf mit nur einem signifikanten negativen I_{MC}-Wert von 0,31 in der Entfernungsklasse von 878-1065 km, d. h. es gibt mit Sicherheit nur statistisch gesicherte phänetische Unterschiede zwischen Populationen in einem extremen makrogeographischen Maßstab, insbesondere zwischen Subspezies.

Das Allel Acon2-c (vgl. Abb.39) kommt bei den *hippocrepidis*-Populationen insgesamt selten vor (0,081 $\pm$ 0,155); ist es jedoch in bestimmten Populationen vorhanden, schwanken seine Frequenzen recht deutlich zwischen den Standorten (0–0,545). Es ergibt sich deshalb kein deutliches, kleinräumiges Muster; gesichert sind die phänetischen Unterschiede zwischen sehr weit auseinanderliegenden Populationen (verschiedene Subspezies).

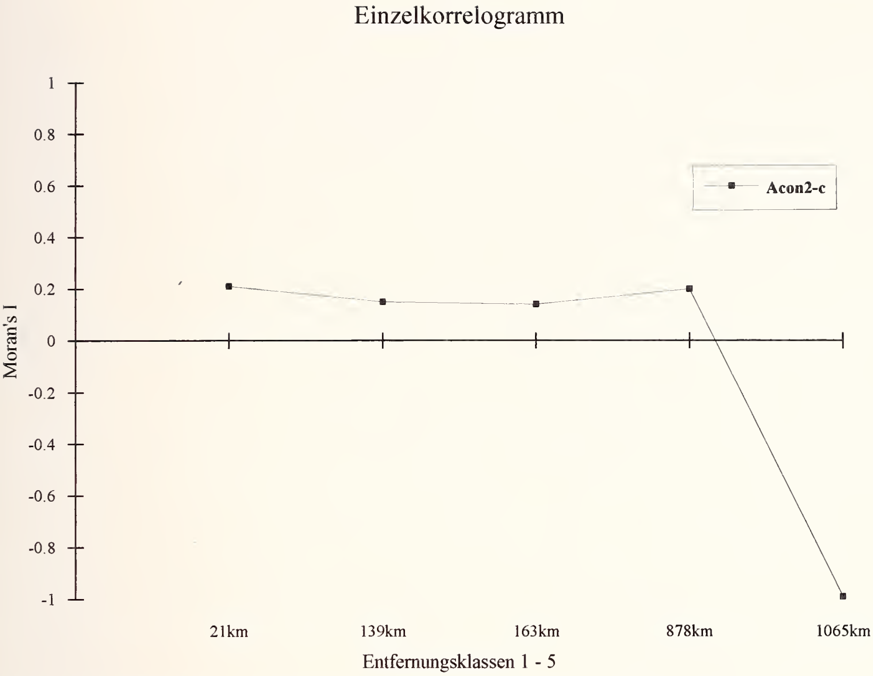
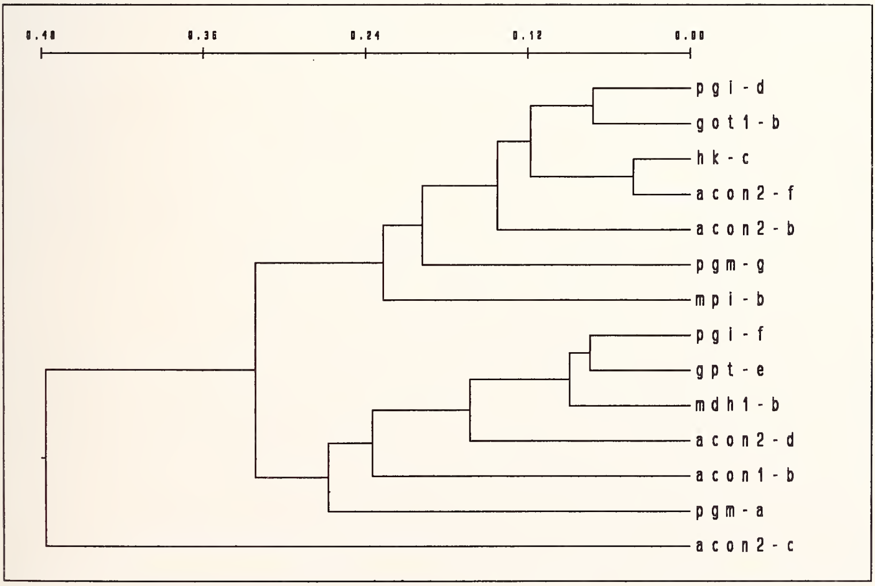


Abb. 39: Ungerichtetes Einzelkorrelogramm des Allel Acon2-c von *Z. hippocrepidis.*

Abb. 40: Ähnlichkeits-Cluster der absoluten Produkt-Moment-Korrelationen zwischen Allelfrequenz-Oberflächen von *Z. hippocrepidis.*



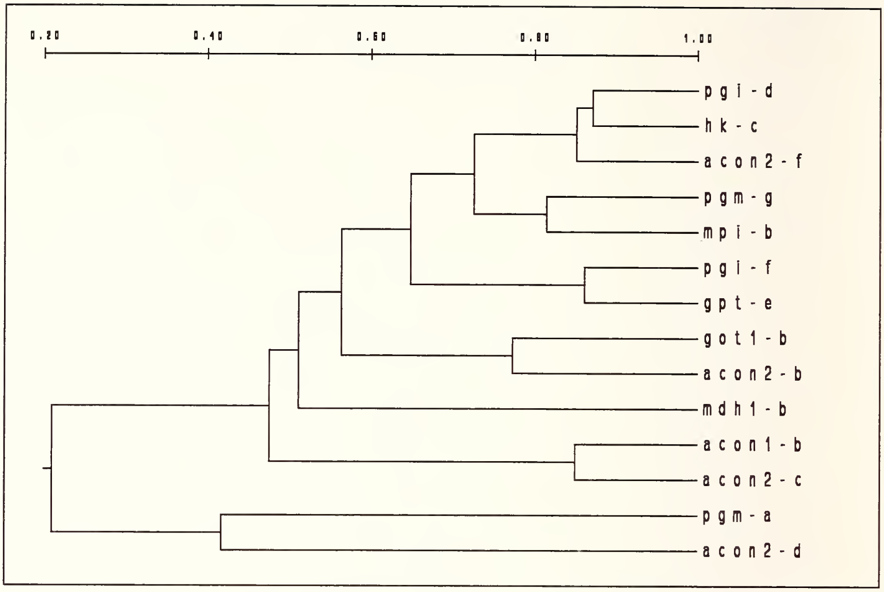


Abb. 41: Ähnlichkeits-Cluster der Manhattan-Abstände zwischen signifikanten Korrelogrammen von *Z. hippocrepidis.*

Abschließend können folgende Fakten als Resultat der geographischen Variationsanalyse von *Z. hippocrepidis* hervorgehoben werden: Die Variablen-Oberflächen sind im Schnitt viel stärker korreliert, d. h. ähnlicher als die von *Z. angelicae.* Die Masse der Variablen besitzt absolute Ähnlichkeiten in dem Intervall $0{,}48 \leq r \leq 0{,}871$ (Abb.40). Es ergeben sich demnach, wie im einzelnen gezeigt, bestimmte, parallele Oberflächenstrukturen, denen einzelne Cluster oder Clusterpaare der Korrelationskoeffizienten entsprechen (s. Abb.41). Diese korrespondieren – in Abhängigkeit von dem jeweils angelegten Ähnlichkeitsniveau – fast auf einer Eins-zu-Eins-Zuordnung mit den Clustern (s. Abb.42), in welche die Korrelogramme dieser Variablen eingeordnet sind (s. Abb.41). Man kann daher resümieren, daß in der überwiegenden Mehrheit ähnliche Oberflächen ähnliche Muster produzieren.

Geographische Variationsanalyse des *Z. transalpina*-Komplexes

Die Allelfrequenz-Oberflächen des *Z. transalpina*-Komplexes werden aus den Allelfrequenzwerten der Variablen an allen Standorten, ungeachtet der innerartlichen Hierarchien der Organisation genetischer Differenzierung gebildet. Eine verläßliche Übersicht über räumliche Musterbildung kann man sich durch die Berechnung eines durchschnittlichen, ungerichteten Korrelogramms verschaffen. Dieses Durchschnittskorrelogramm (s. Abb.43) scheint ein besserer Indikator für die Abnahme der genetischen Ähnlichkeit von Populationen mit Zunahme ihrer geographischen Entfernung zu sein als die Einzelkorrelogramme, da individuelle Besonderheiten einzelner Variations-

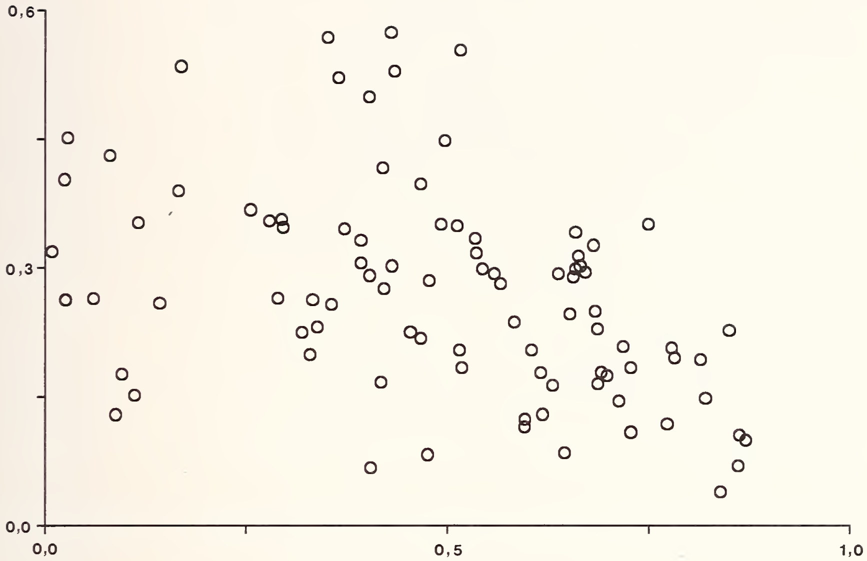


Abb. 42: Diagramm der Korrespondenz zwischen Oberflächen (Abszisse) und Korrelogrammen (Ordinate) bei *Z. hippocrepidis*.

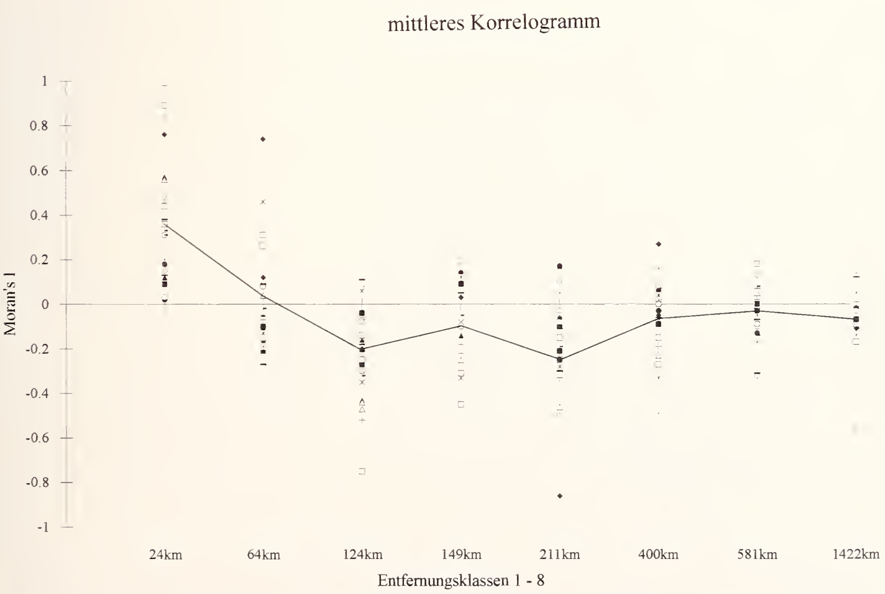


Abb. 43: Ungerichtetes Durchschnittskorrelogramm des *Z. transalpina*-Komplexes

muster im Durchschnittskorrelogramm durch die Mittelwertbildung ausgeglichen werden (s. Sokal et al. 1986).

Das Durchschnittskorrelogramm des *Z. transalpina*-Komplexes, basierend auf dem Mittel von 28 signifikanten Einzelkorrelogrammen, zeigt eine Abnahme der Autokorrelationskoeffizienten von deutlich positiven Werten in der Entfernungsklasse 24-64 km zu signifikant negativen Werten in der Entfernungsklasse 64-124 km; Populationen, welche durch noch größere Entfernungen voneinander getrennt sind – größte Entfernung bis 1422 km im Maßstab der Untersuchung –, bleiben stetig phänetisch unähnlich. Der X-Achsenabschnitt des Korrelogramms, bei dem der erste Autokorrelationskoeffizient negativ wird, beschreibt in diesem Fall einen mittleren Durchmesser der Regionen phänetisch ähnlicher Populationen von 64-124 km. Diese Werte liegen über den Werten der Populationen in den beiden Teilzweigen *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis.*

Genauere Informationen über räumliche Änderungstrends der genetischen Zusammensetzung von Populationen liefern die zweidimensionalen Korrelogramme mit ihren zusätzlichen Richtungskomponenten (s.o.). Basierend auf der inhomogenen Verteilung der Stichprobenauswahl aus Populationen des Gesamtareals des *Z. transalpina*-Komplexes für die vorliegende Untersuchung ergeben sich die in Abb. 44 dargestellten räumlichen Repräsentationen (= radial angeordnete Sektoren der Richtungs-/Entfernungsklassen) der Ähnlichkeitsvergleiche zwischen geographisch getrennten Populationspaaren.

Man erkennt aus der Abb.44, daß das Gesamtareal nicht in allen Raumrichtungen durch Populationsvergleiche abgedeckt ist (nicht eingezeichnete Sek-

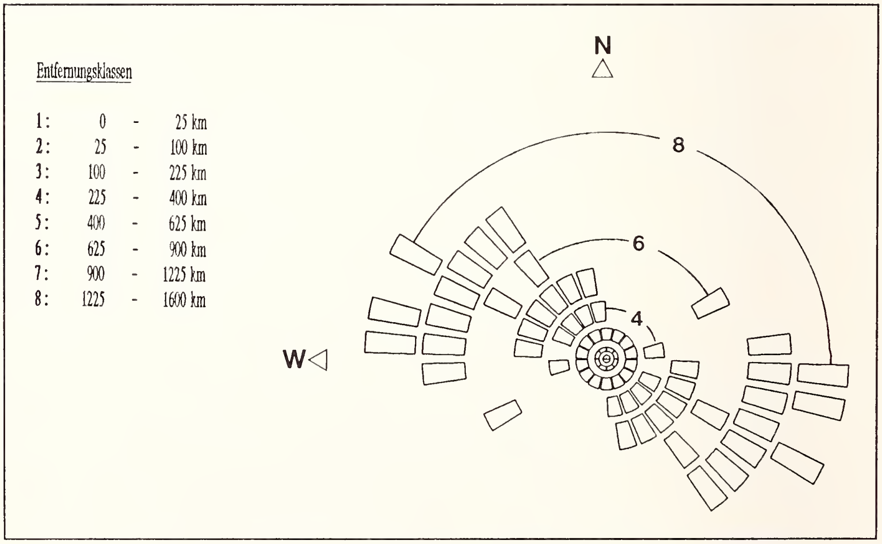


Abb. 44: Graphische Repräsentation der Richtungs- und Entfernungsklassen der untersuchten Lokalitäten im *Z. transalpina*-Komplex.

toren); die hauptsächlich vertretende Streichrichtung ist West-Südwest bzw. Ost-Nordost bis Nord-Nordwest bzw. Süd-Südost. Bei der Entscheidung, ob die berechneten Autokorrelationskoeffizienten mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $P \leq 0{,}05$ pro Sektor als signifikant gelten können, wurde eine Zahl von mindestens 15 Populationsvergleichen [links] pro Sektor (= Entfernungs-/Richtungsklassen) zugrundegelegt; diese Zahl ist eine Konventionsangabe und überschätzt in der vorliegenden Arbeit wahrscheinlich die Zahl signifikanter Autokorrelationskoeffizienten (vgl. Oden & Sokal 1986). Vergleicht man alle 25 resultierenden, signifikanten ungerichteten Korrelogramme mit den entsprechenden 2D-Korrelogrammen, so sollten bei einem angenommenen Fehler erster Art von 5% im Schnitt 1,25 (= 0,05x25) Allelfrequenz-Oberflächen einen signifikanten Autokorrelationskoeffizienten pro Sektor aufweisen, so daß mit einer Vertrauenswahrscheinlichkeit von 95% in diesem Sektor von einem allgemeinen Trend gesprochen werden kann, wenn mindestens 7 ($7 \geq 1{,}25x5 = 6{,}25$) Sektoren im Vorzeichen gleichartige signifikante Autokorrelationskoeffizienten besitzen. Diese Bedingungen erfüllen folgende Sektoren (vgl. Abb.44), die zunächst in einer Übersicht besprochen werden:

Innerhalb einer Region vom Durchmessers 0 – 25 km sind alle Populationen ähnlich, d. h. es gibt nur positive Autokorrelation. In der Entfernungsklasse 25–100 km sind die Populationspaare innerhalb der Kompaßpeilungen (hier: Winkelgrade im kartesischen Koordinatenkreuz) von Ost bis Nord-Nordwest

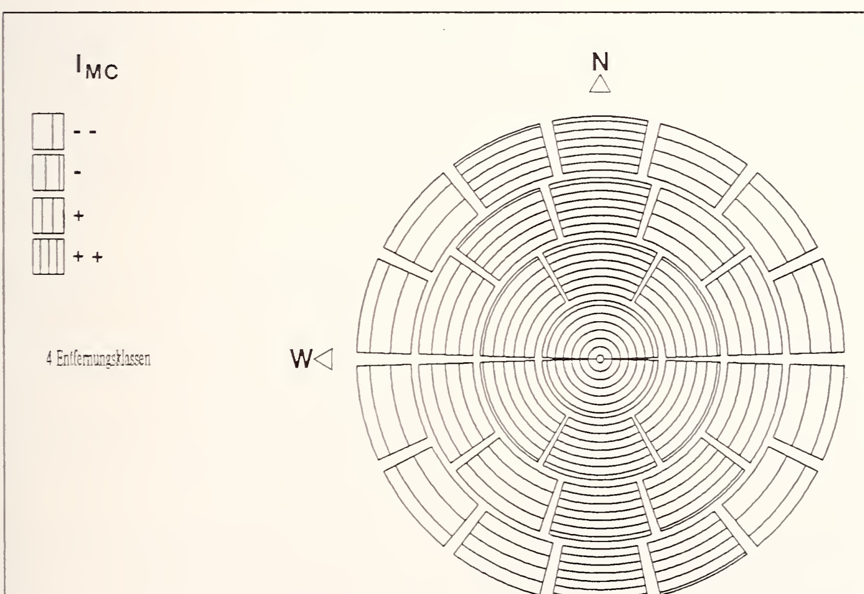


Abb. 45: Graphische Präsentation eines geographischen Klins in Form eines 2D-Korrelogramms („Windrose"); verändert nach Jacques (1989)

bzw. West bis Süd-Südost einander unähnlich. In der Entfernungsklasse 100-225 km existieren auf der Achse Nord-Nordwest/Süd-Südost überwiegend negative Autokorrelationen der Populationen, auf der Achse West-Nordwest/Ost-Südost dagegen teils negative, teils positive Autokorrelationen. Ebenso verhält es sich mit den Populationspaaren in der Himmelsrichtung Nord-Nordwest/Süd-Südost der Entfernungsklasse 225-400 km. In derselben Richtung geht dieser Trend über in eine phänetische Unähnlichkeit – die aber wegen einer zu geringen Zahl signifikanter I_{MC}-Werte (3) nicht mehr als wirklicher Trend zu bezeichnen ist – bei Entfernungen zwischen 900 und 1225 km. Dasselbe gilt für die Richtungsachse Nordwest-Südost (4 signifikante negative I_{MC}-Werte).

Das Hauptaugenmerk der anschließenden Besprechung liegt auf der Entdekkung der Richtungskomponenten klinaler bzw. abrupter Übergänge [intrusions] in Bezug auf die Höhe der Allelfrequenzen zwischen geographisch getrennten Populationen. Diese Befunde erlauben mit anderen Mitteln die Demarkation der Richtungsorientierung der Kontaktzone in Süddeutschland (wenn ihr vermutlicher Verlauf nicht schon aufgrund der morphologischen Differenzierung kartierter Populationen richtig angegeben worden wäre; s. Abb.15, 16), jedoch ist die weiträumige Aufdeckung möglicher Gendiffusionsrichtungen nur mit einem quantitativen Ansatz zur geographischen Variationsanalyse zu erfassen.

Ein Klin wird in dem 2D-Korrelogramm graphisch dadurch kenntlich (Abb.45), daß es einen Übergang von dunklen, eng schraffierten Sektoren (= hohe positive I_{MC}-Werte) im Zentrum der radialen, ringförmigen Anordnung (= niedrige Entfernungsklassen) über breiter schraffierte zu wenig bzw. kaum schraffierten Sektoren (= hohe negative I_{MC}-Werte) an der Peripherie der Windrose, d. h. in großer Entfernung gibt. Dabei sollten die Schraffuren ungefähr im rechten Winkel zu dieser Richtung der graduellen Abnahme der Autokorrelationskoeffizienten von positiven zu negativen Werten einheitlich eng schraffiert ausfallen (= positive Autokorrelation). An folgenden Allelen läßt sich innerhalb des *transalpina*-Komplexes ein räumlicher, klinaler Trend ablesen (Abb.47, 48 und 50):

Das Allel Pgm-g kommt im *transalpina*-Komplex vor allem bei *Z. angelicae* mit höheren Allelfrequenzen vor, im Areal von *Z. hippocrepidis* im Bereich der *„jurassicola"*-Populationsgruppe (Altmühltal) mit Häufigkeiten in Höhe des Median, und nicht in den beiden untersuchten *Z. transalpina*-Populationen; seine mittlere Häufigkeit im *Z. transalpina*-Komplex beträgt 0,390 ± 0,263 (Zentralwert 0,369) bei einer Allelfrequenzspanne der Oberfläche von 0 bis 0,833. Die folgende Abb.46 zeigt einen Ausschnitt einer idealisierten Allelfrequenz-Oberfläche von Pgm-g, so wie sich ihre Topographie über die Kontaktzonen am Main und an der Altmühl hinweg darstellt.

In den dreidimensionalen Abb.46, 49, 52 und 77 entspricht der „Boden" jeweils dem geographischen Raumausschnitt des betrachteten Areals (hier: Süddeutschland), über dem die Allelfrequenzen des untersuchten Allels als „Oberfläche" aufgespannt werden, wobei die Höhe der Allelfrequenzen jeder Lokalität die „Stützwerte" der Oberfläche bilden. Die mathematische Glättung der Allelfrequenz-Oberflächen wurde hier und in den nächsten Abbildungen durch eine sogenannte bikubische Spline-Funktion vorgenommen (vgl. de Boor 1979). Infolgedessen können die Lokalitäten über die interpolierte Oberfläche herausgehoben sein – in der Darstellung

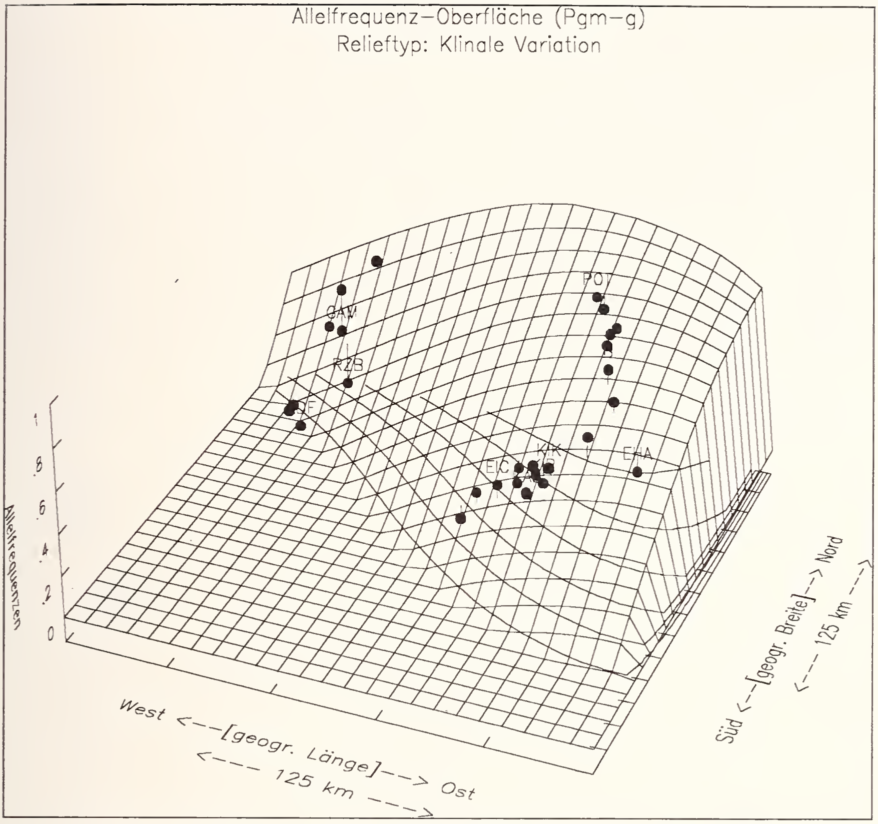


Abb. 46: Ausschnitt einer idealisierten Allelfrequenz-Oberfläche von Pgm-g im Bereich der Kontaktzonen in Süddeutschland

stehen die punktförmigen Lokalitäten dann auf Stielchen –, wenn die aktuelle Allelfrequenz höher liegt als das Niveau der Oberfläche an diesem Ort, oder aber die Punkte liegen unter der Oberfläche – die punktförmigen Lokalitäten „hängen" an den Stielchen. Außerdem sind die „Isophän- bzw. Isoallel-Linien" (d. h. die Konturlinien gleicher Allelfrequenz) als ebene Projektionen auf dem Boden der Abbildung eingezeichnet.

In nord-südlicher Richtung über eine Entfernung von 25-100 Kilometern fehlt bei dieser Variablen eine erkennbare Differenzierung der Populationen, sie sind positiv autokorreliert, d. h. die Höhe der Allelfrequenzen von Pgm-g an solchen Standorten ändert sich wenig. Dagegen gibt es eine kontinuierliche Änderung der Allelfrequenzen, bewegt man sich ungefähr im Bereich des Winkelsegmentes von 144-180° über Entfernungen zwischen 100 und 225 km auf der Verbreitungskarte des Superspezies-Komplexes. Diese kontinuierliche Änderung der Allelfrequenzen setzt sich bis in Entfernungen zwischen 900 und 1225 km fort – Entfernungen, bei denen man nur noch Populationen unterschiedlicher Semispezies miteinander vergleichen kann. Der Richtungsausschnitt, in dem die kontinuierliche Variation festzustellen ist,

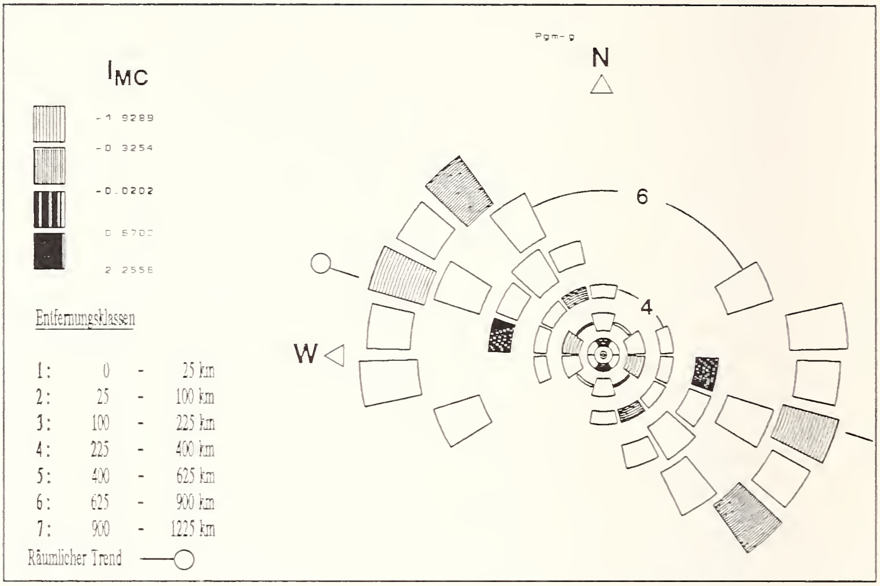


Abb. 47: Zweidimensionales Korrelogramm des Allels Pgm-g (klinale Variation)

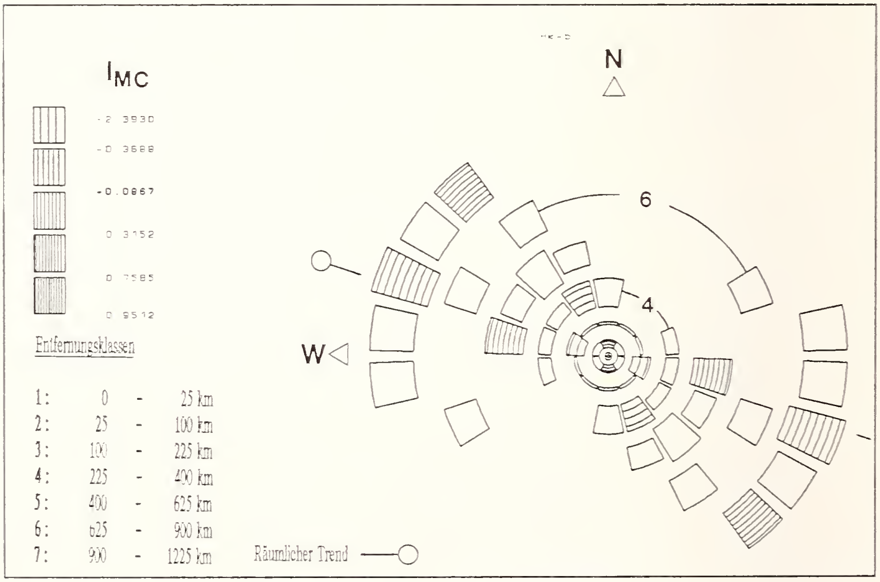


Abb. 48: Zweidimensionales Korrelogramm des Allels Hk-b (klinale Variation)

beschreibt die Winkelsegmente 125–138° und 152–166°, also in etwa die Himmelsrichtungen Nord-Nordwest bis West-Nordwest bzw. Ost-Südost bis Süd-Südost (Abb.47).

Exakt demselben geographischen Trend folgt das Allel Hk-b (s. Abb.48), allerdings mit umgekehrtem Vorzeichen der Steigung. Es ist das häufigste Allel des Locus Hexokinase mit einem Mittelwert der Oberfläche von 0,820 ± 0,182 und dem Median von 0,714. Die kleinste angenommene Frequenz ist 0,286; einige Populationen sind für Hk-b fixiert, was insgesamt eine Allelfrequenzspanne auf der Oberfläche von 0,814 ergibt.

Die Variable „Allel Mdh1-b" ist besonders interessant, weil sie zwei sich überlagernde Variabilitäts-Trends im klein- und im groß-räumlichen geographischen Maßstab zu erkennen gibt. Relativ große Unterschiede in der Höhe

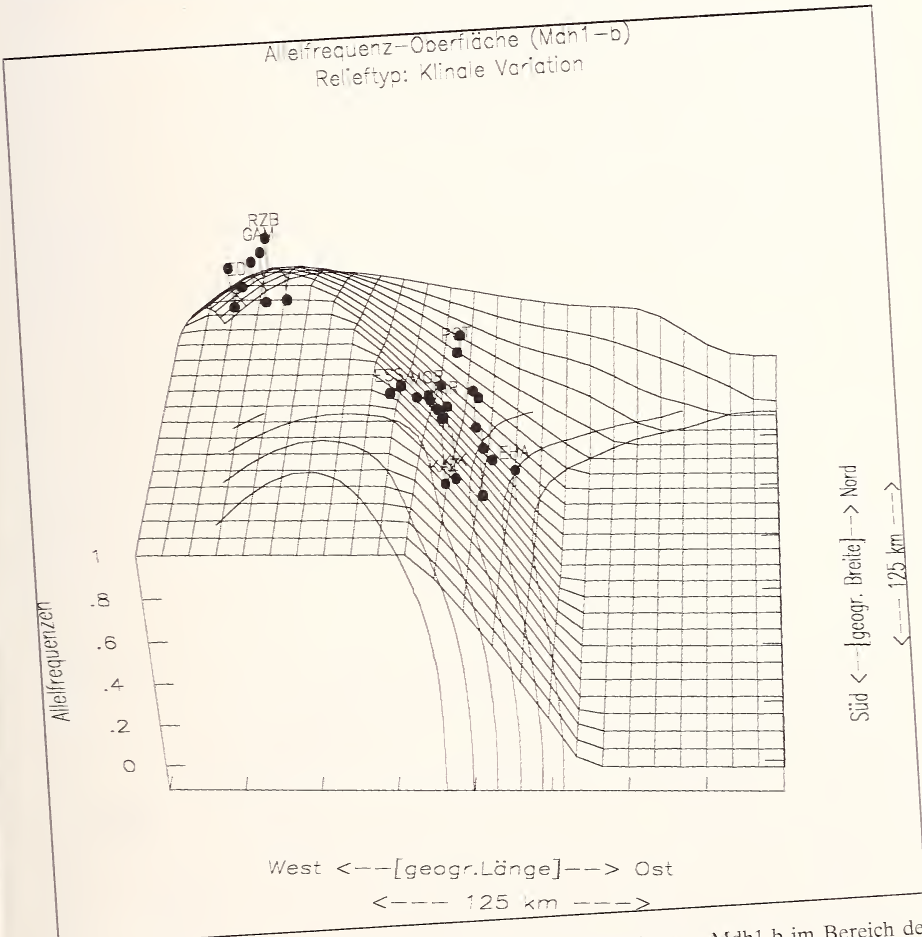


Abb. 49: Ausschnitt einer idealisierten Allelfrequenz-Oberfläche von Mdh1-b im Bereich der Kontaktzonen in Süddeutschland

der Allelfrequenzen (Mittelwert: 0,698 ± 0,240; Zentralwert: 0,776; Allelfrequenz-Spannbreite der Oberfläche: 0,763 = 1,0 – 0,237) zwischen den Populationen des *transalpina*-Komplexes bilden die Grundlage für diese Entdekkung, wobei die *Z. hippocrepidis*– und die beiden *Z. transalpina*-Populationen die höchsten Allelfrequenzen von Mdh1-b erreichen (vgl. Hille 1992: Tab. B.7).

Der kleinräumige Gradient, der die zunehmende phänetische Divergenz von Populationen beschreibt, orientiert sich über Entfernungen von 25–100 Kilometern an der Kompaßrichtung Ost/Nordost bzw. West/Südwest. Ungefähr im rechten Winkel zu dieser Richtung bleiben die Populationen positiv autokorreliert und damit ähnlich. Der Gradient zeigt sich daher deutlich bei den Transektdurchquerungen der Kontaktzonen bei Einhaltung dieser Richtungen (s. Abb.49). Ein zweiter geographischer Trend, der aber auch über große Entfernungen (900-1225 km) Bestand hat, hält ungefähr die Richtung 125-180°. Diese Winkel entsprechen den Peilungen Nord/Nordwest auf West bzw. Süd/Südost auf Ost. Ungefähr in der Mittelsenkrechten zu dieser Trendrichtung (108°) haben die Populationen eine gleiche Merkmalshöhe der Allelfrequenzen von Mdh1-b bis in Entfernungen von 100-225 Kilometern – sie sind positiv autokorreliert (Abb.50).

Die Allele Pgm-c und Acon2-c sind Allele geringer bis mittlerer Frequenz in den untersuchten Populationen (Pgm-c: 0,102 ± 0,118; Median 0,058; Spanne 0,5 = 0,5 – 0; Acon2-c: 0,078 ± 0,127; Median 0,037; Spannbreite 0,545 = 0,545 – 0). Das Allel Mdh2-c ist insgesamt sehr selten in den Populationen des *transalpina*-Komplexes vertreten (0,029 ± 0,045; Spannbreite 0 – 0,176;

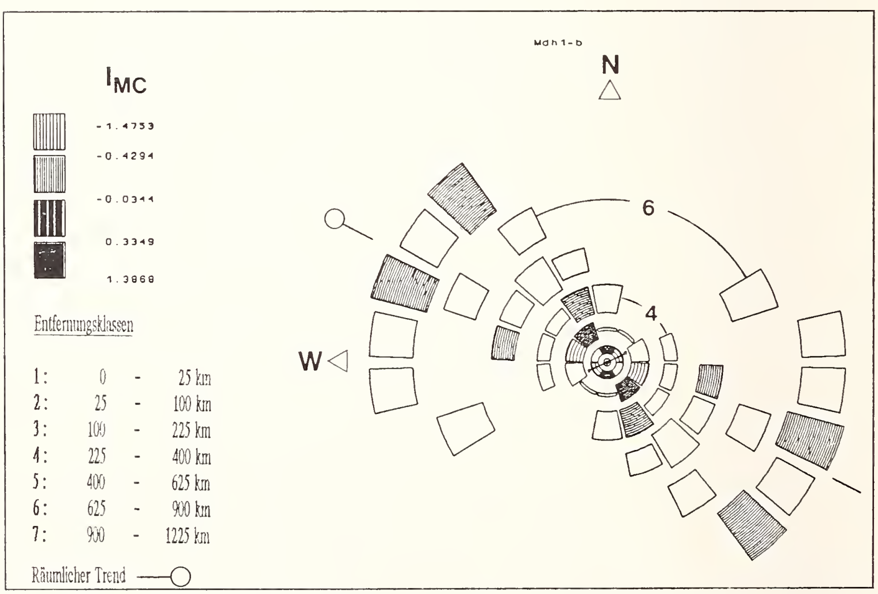


Abb. 50: Zweidimensionales Korrelogramm des Allels Mdh1-b (klinale Variation)

Zentralwert 0,05). Erkennbar sind dennoch folgende geographisch gerichtete Allelfrequenzänderungen:

Das Allel Pgm-c fehlt bei vielen *hippocrepidis*-Populationen im Kernareal und an der Peripherie der Verbreitung, ebenso bei den beiden *transalpina*-Populationen, die, wie oben bereits erwähnt, mit gutem Grund wie *hippocrepidis*-Populationen zu behandeln sind. Ungefähr im Bereich des Vorkommens der *„jurassicola“*-Populationsgruppe von *Z. hippocrepidis* und der Subspezies *rhatisbonensis* von *Z. angelicae*, sowie der Nominatform *Z. a. angelicae* ist es regelmäßig vertreten, bei *Z. hippocrepidis* mit Frequenzen unterhalb des Medians, bei den *angelicae*-Populationen oberhalb des Mittelwertes schwankend (s. Abb.52).

Das 2D-Korrelogramm bildet diese Verhältnisse exakt ab und liefert außerdem die Richtungskomponente der wahrscheinlichen Introgression (Abb.51).

Das gerichtete Korrelogramm zeichnet die Oberflächenform der Variablen Pgm-c als Ebene mit einer peripheren Erhebung [parabolic mound]. Die Ausrichtung der Parabelachse orientiert sich rechtwinklig zu dem Winkelsegment von 103-129°, und die Breite der Erhebung (= Öffnung der Parabel) beträgt 225-400 Kilometer. Diese Entfernung entspricht in der vorliegenden Untersuchung dem geographischen Durchmesser des Areales der Subspezies *Z. hippocrepidis jurassica* und südöstlich angrenzender Populationen. Über kürzere Entfernungen hinweg zeigt sich nurmehr die Unähnlichkeit der Po-

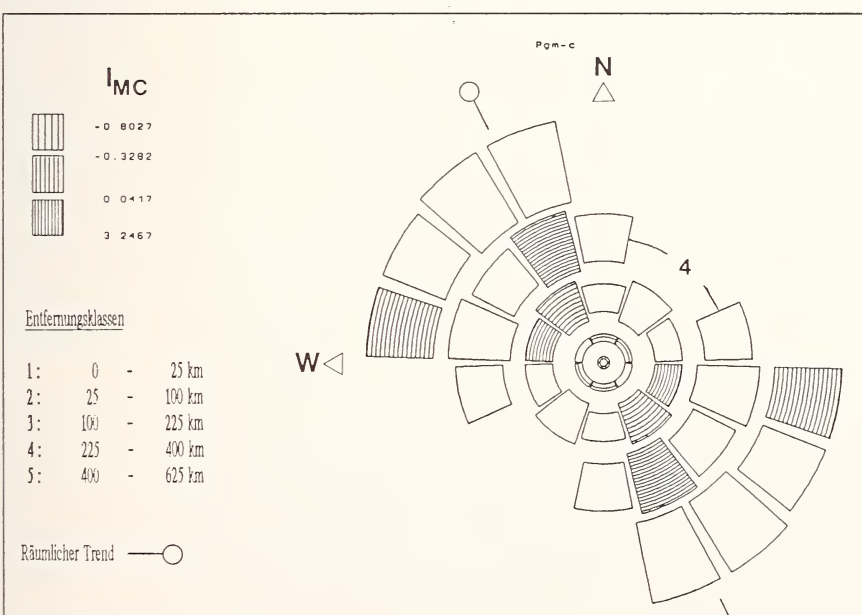


Abb. 51: Zweidimensionales Korrelogramm des Allels Pgm-c

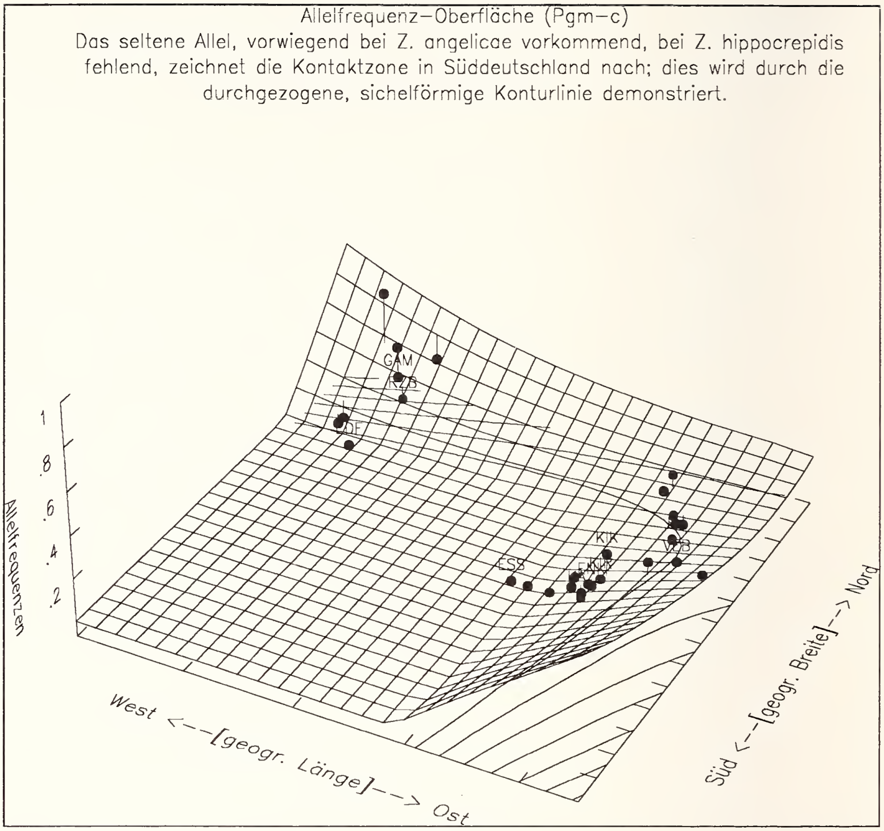


Abb. 52: Ausschnitt einer idealisierten Allelfrequenz-Oberfläche von Pgm-c am Rand seines Vorkommens in Süddeutschland

pulationen auf beiden Seiten der Kontaktzonen, und die Verschiedenheit des Aussehens der Kontaktzonen am Main und an der Altmühl (Entfernungsklasse 100-225 km, Richtungswinkel 108-144°). Der Vergleich von Populationen in einer Entfernung von 400-625 Kilometern, vornehmlich in west-östlichen Richtungen ergibt wieder phänetische Unterschiede.

Im Gegensatz zu dem Verhalten des Allels Pgm-c in den Kontaktzonen und im größeren geographischen Maßstab ist die Musterbildung des Allels Acon2-c einfacher. Es gibt kaum Unterschiede in der Steigung des Allelfrequenzgradienten beidseitig jeder Kontaktzone und auch nicht zwischen ihnen (positive Autokorrelation im Winkelsegment 108-144° bei Entfernungen von 100-225 km). Erst über sehr große Entfernungen hinweg (900-1225 km), bei einem Vergleich von atlantischen *hippocrepidis*-Populationen mit slowakischen *angelicae*-Populationen oder italienischen *transalpina*-Populationen (Richtungswinkel 125-138° und 152-166°), zeigt sich eine deutliche Unähnlichkeit dieser Populationen (vgl. Abb.52).

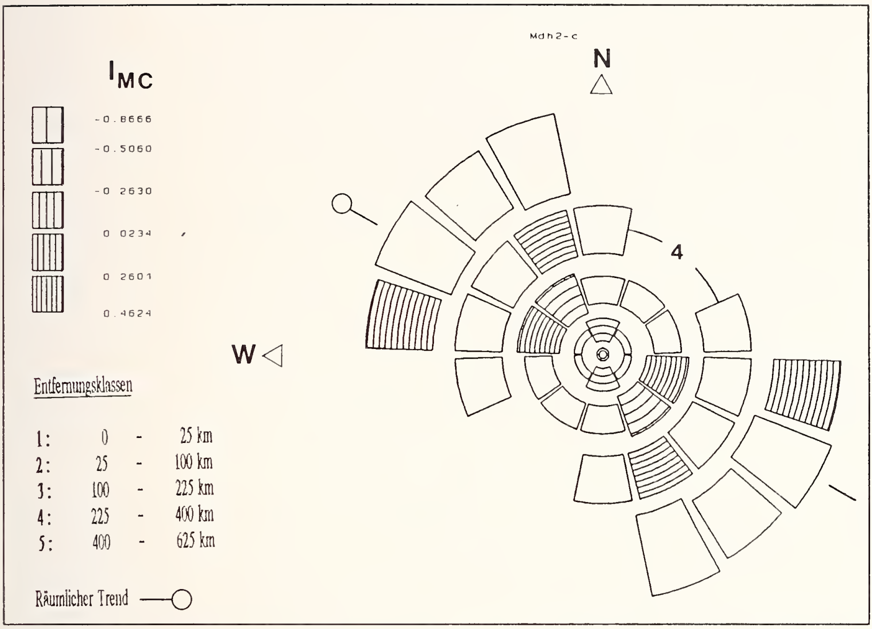


Abb. 53: Zweidimensionales Korrelogramm des Allels Mdh2-c

Schließlich findet man bei dem seltenen Allel Mdh2-c (s. Abb.53) die Tendenz, daß sich Populationen in der groben Richtung Nordwest bis West/Nordwest bzw. Südost bis Ost/Südost zunehmend in den Allelfrequenzen unterscheiden. Dabei verursachen die *hippocrepidis-* und *angelicae*-Populationen beidseitig der Kontaktzonen die um Nord-Süd drehende Richtungskomponente der negativen Autokorrelationen. Dagegen scheinen die beiden Kontaktzonen Mainfranken und Altmühlalb sich nicht zu unterscheiden, denn diesen geographischen Ausschnitt deckt das Winkelsegment zwischen 144 und 180° bei Entfernungen von 100-225 Kilometern mit positiv autokorrelierten, d.h. ähnlichen Populationen ab. Seine Fortsetzung findet der geographische Trend zunehmender Unähnlichkeit der Populationen in der Richtung 140-160° bei Entfernungen von 400-625 km.

Die übrigen Variablen lassen keine klinalen Tendenzen im großen geographischen Maßstab entdecken. Die 2D-Korrelogramme bilden in der überwiegenden Mehrzahl die mikrogeographischen Änderungen der Allelfrequenzen als Folge der genetischen Barrieren durch starke Selektionswirkungen in den Kontaktzonen ab (s.S. 176 ff). Die Variablen außerhalb des engeren Einflußbereiches der Kontaktbereiche scheinen jedoch keinen erkennbaren, d.h. mit Methoden der Autokorrelationsanalyse erkennbaren, gerichteten Evolutionswirkungen zu unterliegen.

Die Allele Acon1-b und Idh1-d bilden Stufenkline in beiden Abschnitten – Mainfranken und Altmühltal – des geographischen Kontaktes (Abb.55, 61

und 70). Die Stufen entstehen durch abrupte Änderungen der Höhe der Allelfrequenzen von hohen Werten bei *angelicae*-Populationen zu niedrigen Werten bei *hippocrepidis*-Populationen. Diesem Änderungsverlauf entspricht der Übergang von hohen positiven zu stark negativen Autokorrelationskoeffizienten im Nahentfernungsbereich von 25 bis 100 km des Winkelsegmentes 0-120°. Die positive Autokorrelation in Entfernungen von 100-225 km im Richtungssegment von 144-180° zeigt an, daß der Aufbau beider Kontaktbereiche ähnlich ist.

Dieselbe Argumentation trifft auf das räumliche Muster der Variablen Mdh2-d zu, mit dem Unterschied, daß der Stufenübergang einen umgekehrten Verlauf – von hohen Allelfrequenzen bei *Z. hippocrepidis*-Populationen zu niedrigen bei *Z. angelicae*-Populationen – nimmt (s.a. Abb.54, 60 und 69).

Das räumliche Muster von Acon2-f unterscheidet sich von Mdh2-d in der Weise, daß es in Mainfranken keine Stufenkline gibt, weil das Allel in den peripher gelegenen nordbadischen *hippocrepidis*-Populationen weitgehend fehlt (s. Abb.58). Diese Besonderheit findet ihren Niederschlag in den negativen Autokorrelationskoeffizienten im Entfernungsbereich von 100-400 km in Richtung 102-144°.

Das Allel Mpi-b (0,472 ± 0,268; Zentralwert 0,490; Spannbreite der Variation 0 – 1,0) variiert, ähnlich wie die vorhergehenden Allele, in seiner Allelfrequenz im mikrogeographischen Maßstab (25–100 km) in nordöstlich/südwestlicher Richtung. Außerdem gibt es eine großräumige Änderung der Allelfrequenzen auf der Oberfläche in den Richtungen 103-129° bei 225-400 km Entfernung und im Winkelausschnitt 160-180° bei 400-625 km Abstand zwischen den Populationen (vgl. Abb.59, 74).



Abb. 54: Stufenkline diagnostischer Allele (*Z. hippocrepidis*) an der Kontaktzone am Main

Für einige Allele mit niedrigen bis mittleren Häufigkeiten – Hk-c (0,096 ± 0,161; Zentralwert 0,025; Spanne 0,636 = 0,636 – 0), Acon2-b (0,227 ± 0,230; Median 0,133; Spannbreite 0,719 = 0,719 – 0) und Pgi-d (0,057 ± 0,100; Median 0; Spannbreite 0,310 = 0,310 – 0) – geben die 2D-Korrelogramme zu erkennen, daß sich die Allelfrequenzen zwischen Lokalitäten ändern, wenn man innerhalb geographischer Entfernungen von 100-225 km in einem Richtungsausschnitt von 108-180° Populationsvergleiche durchführt. Diese Vergleiche betreffen aufgrund der Entfernung und Orientierung Populationen in Mainfranken/Nordbaden und in der Altmühl- und der Frankenalb, also Populationen mit räumlicher Nähe zu den Kontaktzonen (vgl. Abb.58, 59 mit 64, 68, 73 und 76).

Bei den seltenen Allelen Idh1-b (0,039 ± 0,063; Median 0,07; Spanne 0,225 = 0,225 – 0) und Me-c (0,025 ± 0,045; Zentralwert 0; Spannbreite 0,147 = 0,147 – 0) zeigt sich zusätzlich zu der eben beschriebenen gerichteten Änderung eine relative Konstanz der Höhe der Allelfrequenzen (I_{MC} = 0,235; I_{MC} = 0,249) in den Sektoren 103-129° und 144-180° in der Entfernungsklasse 225-400 Kilometer (s. Abb.62, 64 und 73).

Das Allel Gpt-d mit mittleren Frequenzen in den Populationen (0,552 ± 0,200; Median 0,492; Variationsbreite 0,75 = 1,0 – 0,250), zeigt entsprechend dieser Variablen-Oberfläche lediglich Unähnlichkeiten bei großräumigen Populationsvergleichen zwischen Populationen verschiedener Semispezies, nämlich in den Winkelsegmenten von 125-139° und 152-166° in der Entfernungsklasse 900-1225 km (vgl. mit Allelfrequenz-Profilen des komplementären Allels Gpt-e in Abb.56, 68 und 75).

Die übrigen 2D-Korrelogramme der Allele Acon2-e, Got1-b, Pgm-e, Mpi-a, Mdh2-b und Idh1-c sind entweder nicht signifikant oder lassen keine räumlichen Muster erkennen (vgl. Abb.57, 58, 65, 68, 74 und 75).

In den folgenden Abbildungen sind diverse Allelfrequenzprofile dargestellt. Diese erhält man, wenn man die Allelfrequenzen bestimmter Allele (= Allele mit signifikanten Korrelogrammen) gegen die durch sie repräsentierten Lokalitäten aufträgt. Die Reihenfolge der diagrammatischen Auftragung richtet sich nach den Verbindungen der Lokalitäten im Sinne nächster Nachbarn im Gabriel-Netzwerk (s. Abb.13-16). Auf diese Weise wird ein linearer Transekt durch die betroffene geographische Kontaktzone auf der Grundlage der untersuchten Populationsstichproben erreicht. Dabei ist zu beachten, daß die lineare Skalierung auf der Abszisse nicht der wirklichen räumlichen Entfernung [km] zwischen den Lokalitäten entspricht, sondern nur benachbarte Standorte im Netzwerk angibt. Die Luftlinienentfernungen sind den Tab.7 und 8 zu entnehmen.

Die Abb.54–59 demonstrieren Allelfrequenzprofile bei einem west-östlichen Transekt der geographischen Kontaktzone zwischen *Z. hippocrepidis* und *Z. angelicae* in Mainfranken/Bayern. Die äußerste Breite des Einflußbereiches der Kontaktzone beträgt ungefähr 83 km, gemessen als Entfernungen im Gabriel-Netzwerk zwischen den Standorten Edelfingen (EDF) im westlichen und Feuerthal (FEU) im östlichen Abschnitt des Transektes. Der engere Abschnitt der parapatrischen Kontaktaufnahme, d. h. das Kerngebiet der Kontaktzone, erstreckt sich ungefähr zwischen den Lokalitäten Retzbach (RZB)

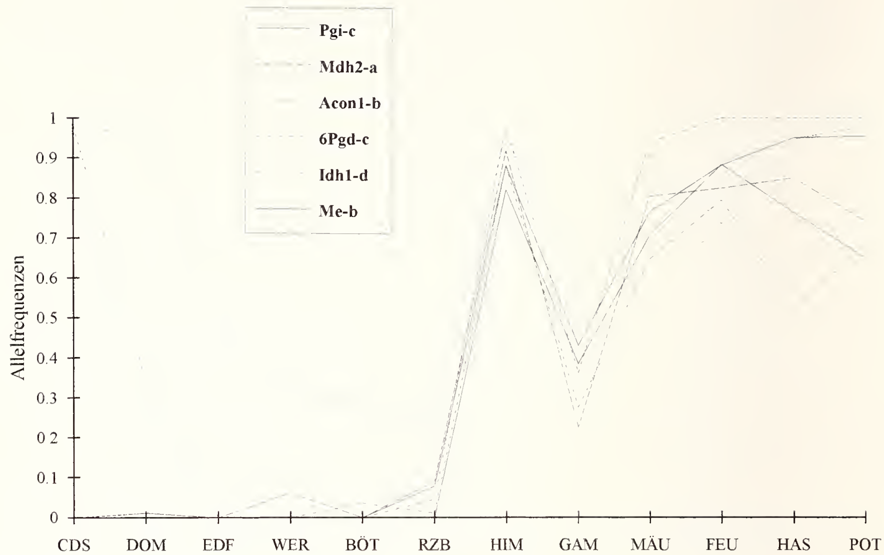


Abb. 55: Stufenkline diagnostischer Allele (*Z. angelicae*) an der Kontaktzone am Main

im Westen und Mäusberg (MÄU) im Osten über ungefähr 12–13 km Luftlinie.

Die Abb.54 und 55 zeigen steile Stufenkline von diagnostischen Allelen und Markerallelen für *Z. hippocrepidis* (Abb.54) und solchen von *Z. angelicae* (Abb.55). Der nicht erwartungsgemäße Verlauf der Stufenkline bei der Popu-

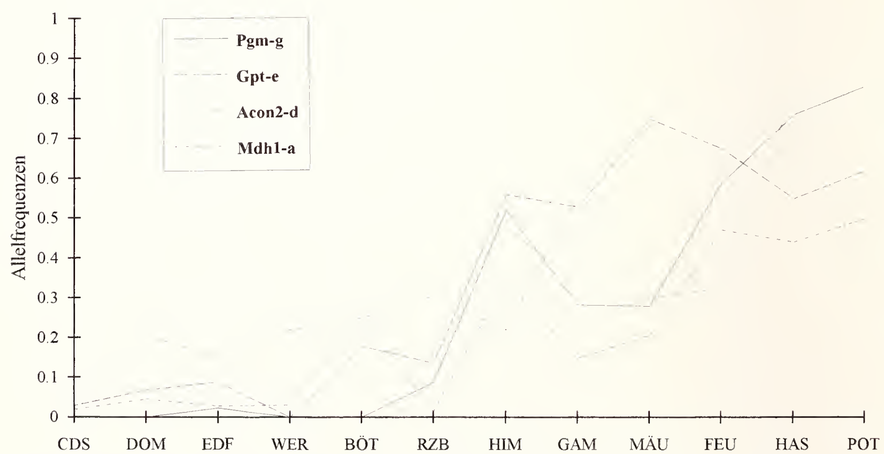


Abb. 56: Flache klinale Variation einiger Allelfrequenzen an der Kontaktzone am Main

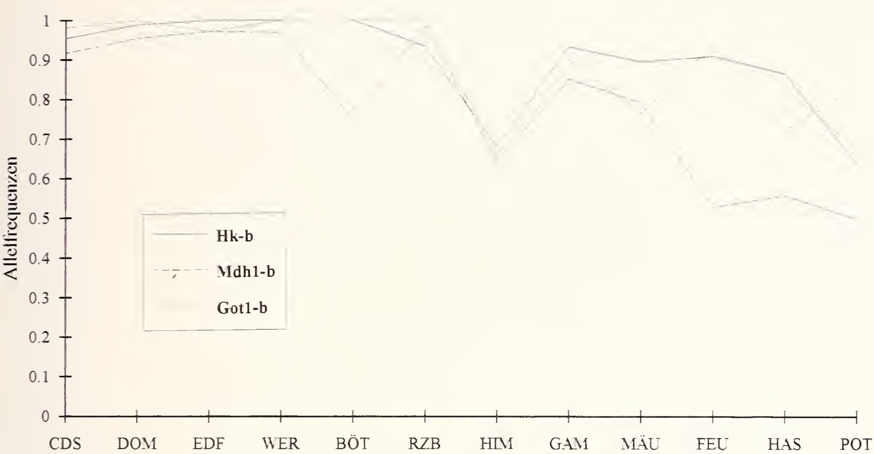


Abb. 57: Flache klinale Variation an der Kontaktzone am Main

lation Gambach GAM (in Abb.54 im Schnitt zu hohe Allelfrequenzen, in Abb.55 durchschnittlich zu niedrige Allelfrequenzen des Bündels aufgetragener diagnostischer Allele bzw. Markerallele) wird dadurch verursacht, daß die Stichprobe Gambach *angelicae-* und *hippocrepidis*-Tiere vermischt enthält. Die Gründe hierfür werden auf den Seiten S. 147 ff und 165 ff diskutiert. Die Abb.56 und 57 kennzeichnen flache klinale Variation über die Kontaktzone hinweg.

Abb.58 zeigt die Verteilung von Allelen mittlerer bis geringer Frequenzen und seltene Allele in der Kontaktzone. Abb.59 zeigt das Verhalten von Allelen, die keinem räumlichen Muster folgen. Die Abb.60-68 demonstrieren Al-

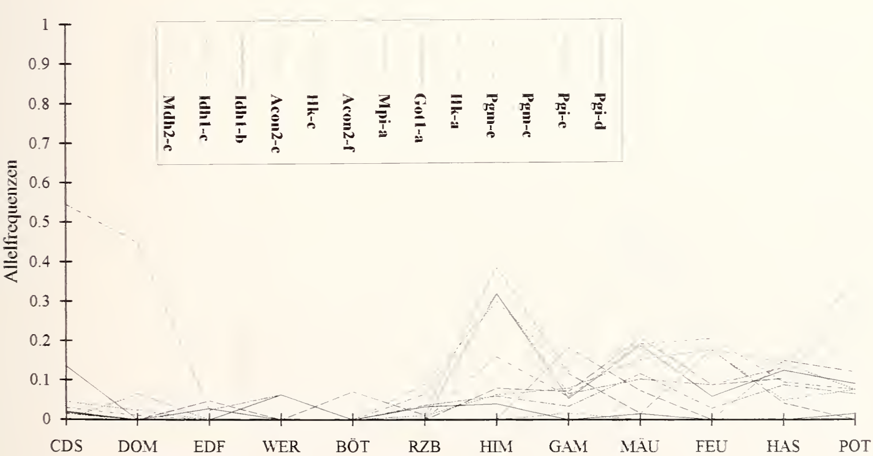


Abb. 58: Verteilung seltener Allele an der Kontaktzone am Main

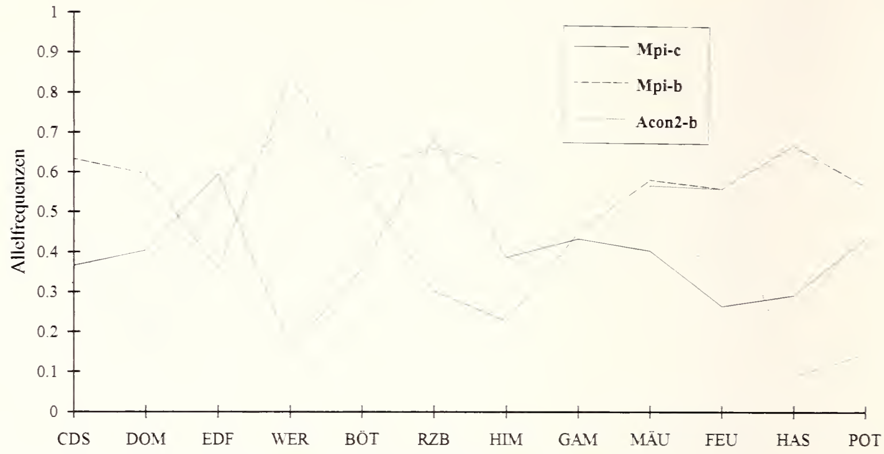


Abb. 59: Allele ohne räumliches Muster an der Kontaktzone am Main

lelfrequenzprofile bei einem kleinräumigen südwest-nordöstlichen und die Abb.69-76 bei einem großräumigen west-östlichen Transekt der geographischen Kontaktzone zwischen *Z. hippocrepidis* und *Z. angelicae* auf der Altmühlalb/Bayern. Die äußerste Breite des Einflußbereiches der Kontaktzone beträgt ungefähr 70 km, gemessen als Entfernungen im Gabriel-Netzwerk zwischen den Standorten Esslingen (ESS) im westlichen und Eisenhammer (EHA) im östlichen Abschnitt des Transektes. Der Nahbereich der parapatrischen Kontaktzone fällt auf den sich über drei Kilometer Luftlinie erstreckenden Standort „Sonnenleite" in Kinding mit seinen beiden syntopen, weit-

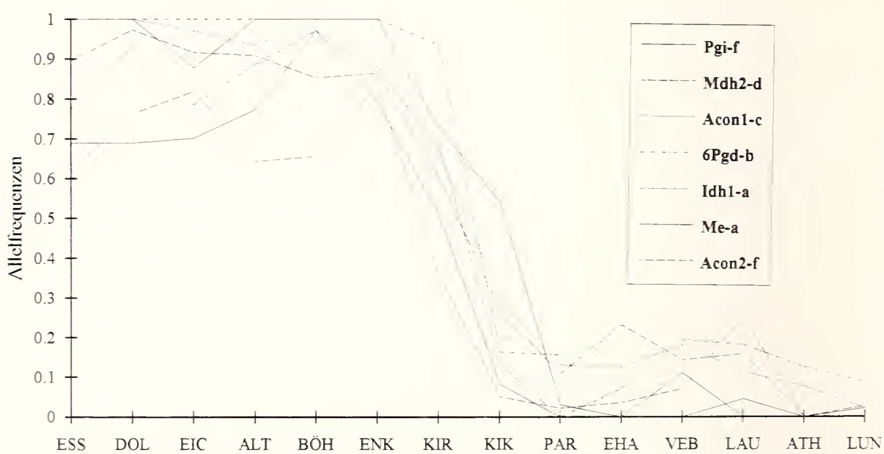


Abb. 60: Stufenkline diagnostischer Allele (*Z. hippocrepidis*) bei einem west-östlichen Transekt durch die Kontaktzone im Altmühltal

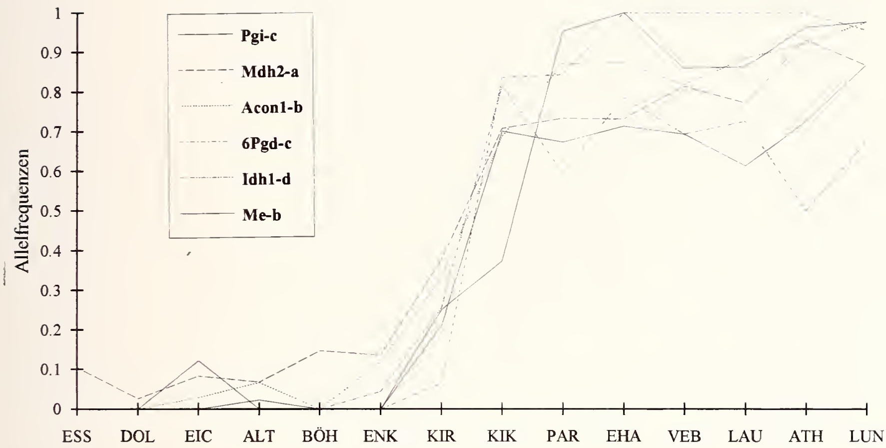


Abb. 61: Stufenkline diagnostischer Allele (*Z. angelicae*) bei einem west-östlichen Transekt durch die Kontaktzone im Altmühltal

gehend allochronen Populationen KIK *(Z. angelicae)* und KIR *(Z. hippocrepidis)*.

Abb.60 und 61 zeigen steile, koinzidierende Stufenkline von diagnostischen Allelen und Markerallelen für *Z. hippocrepidis* (Abb.60) und solche von *Z. angelicae* (Abb.61). Abb.62 und 63 belegen flache, unregelmäßige Kline der Allelfrequenzen. Die folgenden beiden Diagramme (Abb.64 und 65) zeigen Allelfrequenzprofile von seltenen und Allelen niedriger bis mittlerer Frequenz. In den Abb.66–68 sind Allelfrequenzprofile mit unregelmäßigem Verlauf aufgeführt.

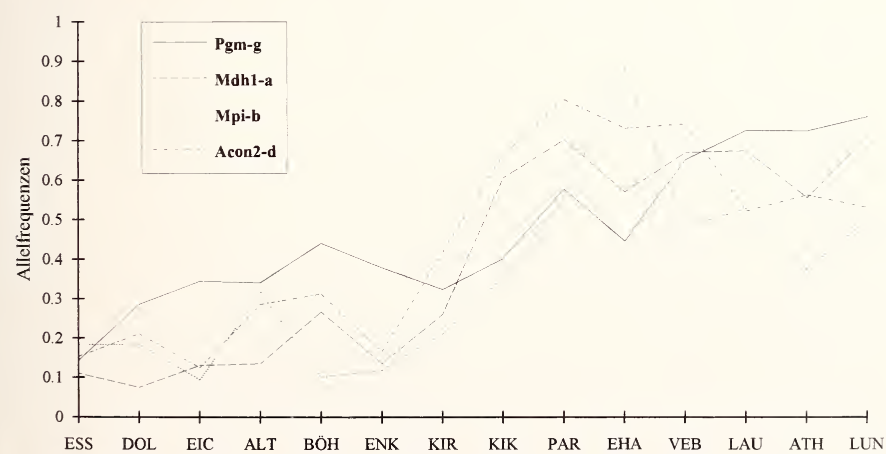
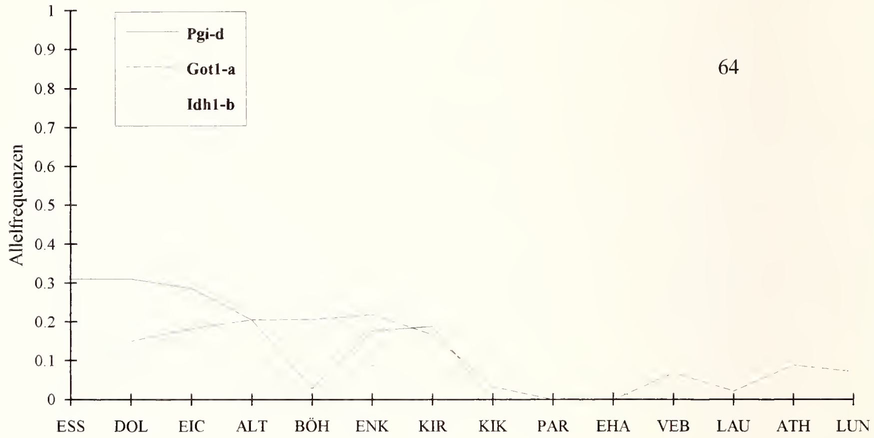
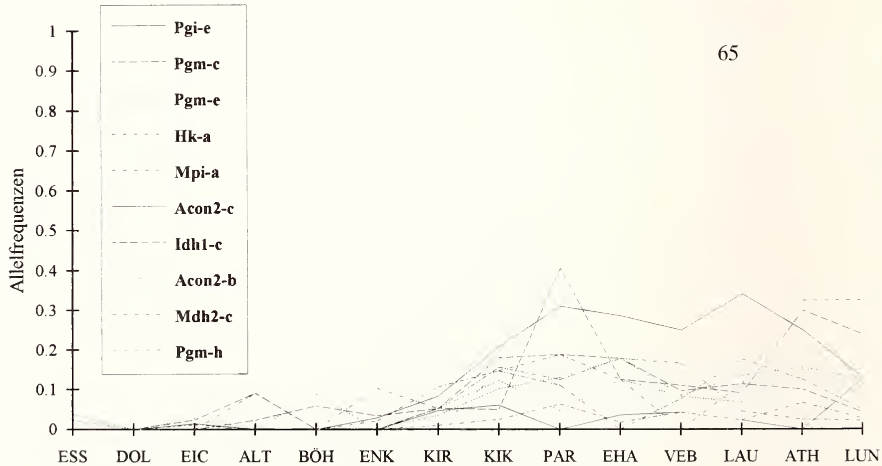


Abb. 62: Flache klinale Variation von Allelfrequenzen an der Kontaktzone im Altmühltal


Allelfrequenzen
Pgm-a
Mpi-c
63
ESS DOL EIC ALT BÖH ENK KIR KIK PAR EHA VEB LAU ATH LUN


Allelfrequenzen
Pgi-d
Got1-a
Idh1-b
64
ESS DOL EIC ALT BÖH ENK KIR KIK PAR EHA VEB LAU ATH LUN


Allelfrequenzen
Pgi-e
Pgm-c
Pgm-e
Hk-a
Mpi-a
Acon2-c
Idh1-c
Acon2-b
Mdh2-c
Pgm-h
65
ESS DOL EIC ALT BÖH ENK KIR KIK PAR EHA VEB LAU ATH LUN



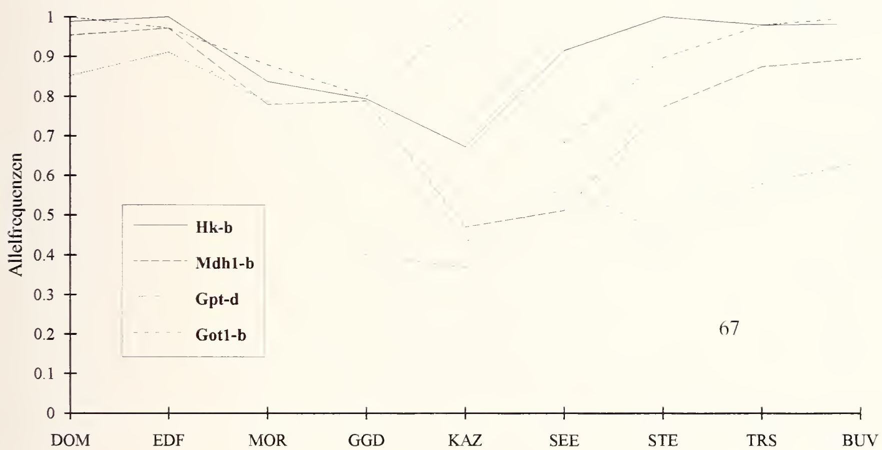


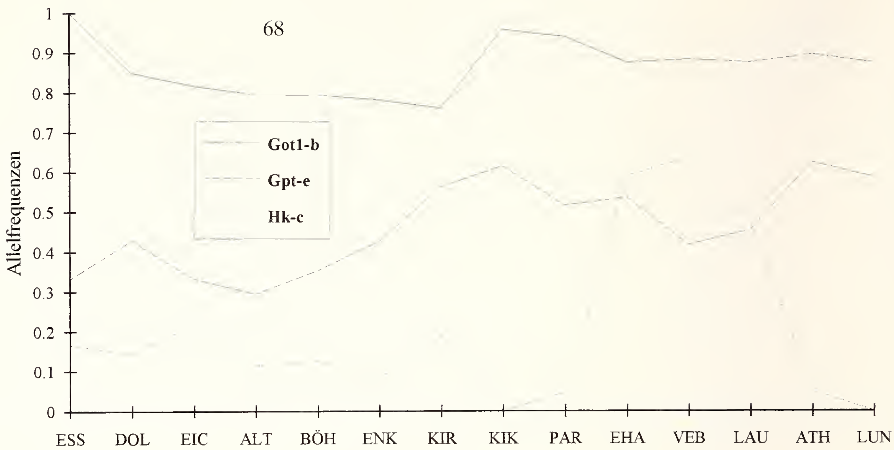
Abb. 63: Flache Allelfrequenzkline an der Kontaktzone im Altmühltal

Abb. 64: Verteilung seltener Allele an der Kontaktzone im Altmühltal

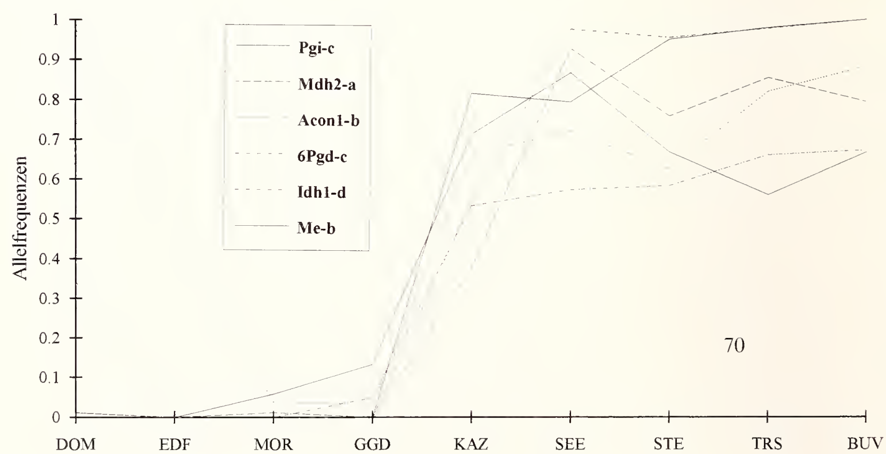
Abb. 65: Verteilung seltener Allele an der Kontaktzone im Altmühltal

Abb. 66: Unregelmäßiger Verlauf von Allelfrequenzen an der Kontaktzone im Altmühltal

Abb. 67: Unregelmäßiger Verlauf von Allelfrequenzen an der Kontaktzone im Altmühltal


68
Allelfrequenzen
1
0.9
0.8
0.7
0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0
Got1-b
Gpt-e
Hk-c
ESS
DOL
EIC
ALT
BÖH
ENK
KIR
KIK
PAR
EHA
VEB
LAU
ATH
LUN


69
Allelfrequenzen
1
0.9
0.8
0.7
0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0
Pgi-f
Mdh2-d
Acon1-c
6Pgd-b
Acon2-f
Idh1-a
Me-a
DOM
EDF
MOR
GGD
KAZ
SEE
STE
TRS
BUV


70
Allelfrequenzen
1
0.9
0.8
0.7
0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0
Pgi-c
Mdh2-a
Acon1-b
6Pgd-c
Idh1-d
Me-b
DOM
EDF
MOR
GGD
KAZ
SEE
STE
TRS
BUV



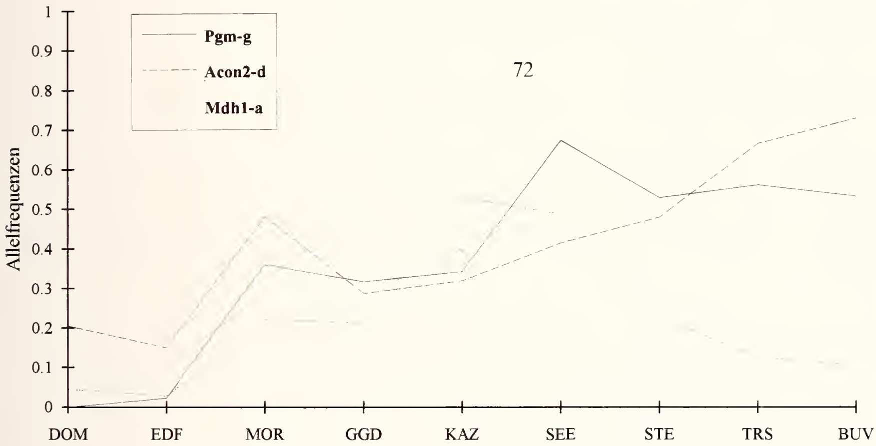


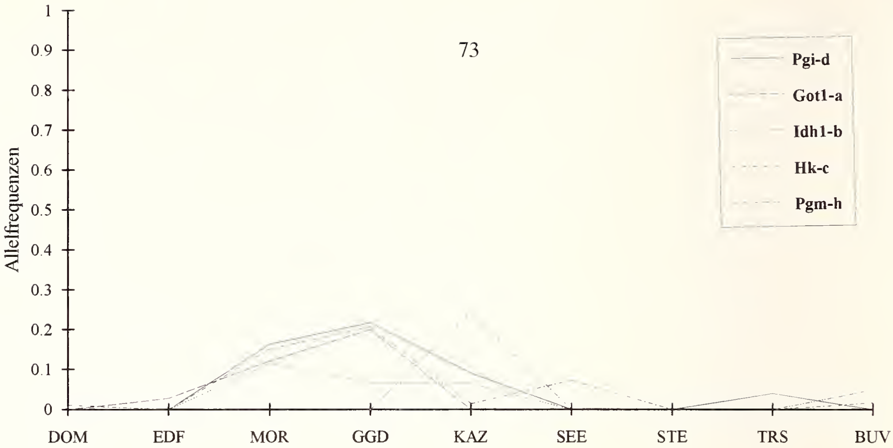
Abb. 68: Unregelmäßiger Verlauf von Allelfrequenzen an der Kontaktzone im Altmühltal

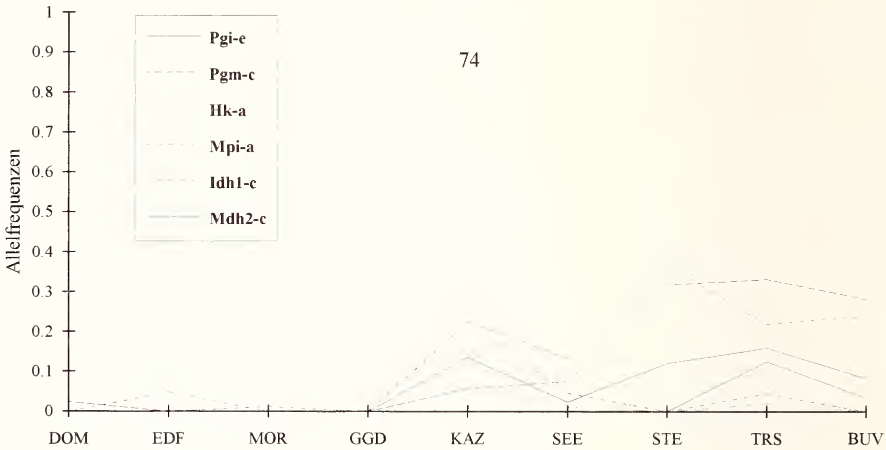
Abb. 69: Stufenkline diagnostischer Allele (*Z. hippocrepidis*) bei einem großräumigen west-östlichen Transekt an der Altmühl

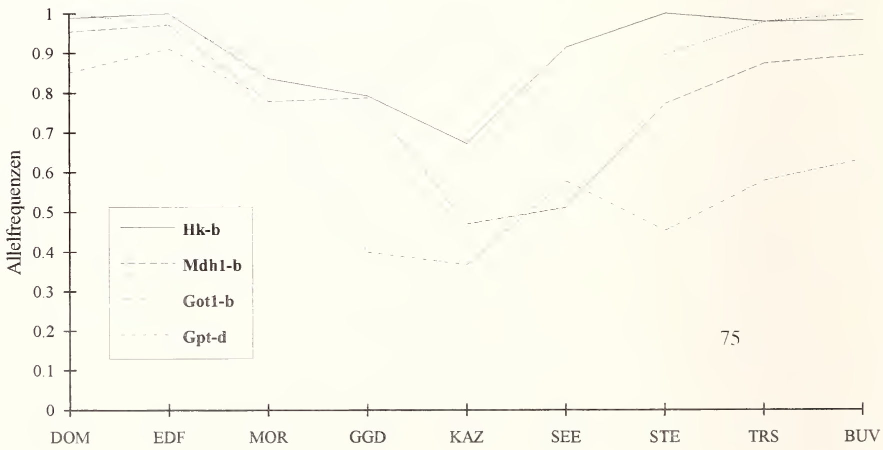
Abb. 70: Stufenkline diagnostischer Allele (*Z. angelicae*) bei einem großräumigen west-östlichen Transekt an der Altmühl

Abb. 71: Flache Allelfrequenz-Gradienten bei einem großräumigen west-östlichen Transekt durch die Kontaktzone an der Altmühl

Abb. 72: Flache Allelfrequenz-Gradienten bei einem großräumigen west-östlichen Transekt durch die Kontaktzone an der Altmühl


73
Pgi-d
Got1-a
Idh1-b
Hk-c
Pgm-h
Allelfrequenzen
DOM
EDF
MOR
GGD
KAZ
SEE
STE
TRS
BUV


74
Pgi-e
Pgm-c
Hk-a
Mpi-a
Idh1-c
Mdh2-c
Allelfrequenzen
DOM
EDF
MOR
GGD
KAZ
SEE
STE
TRS
BUV


75
Hk-b
Mdh1-b
Got1-b
Gpt-d
Allelfrequenzen
DOM
EDF
MOR
GGD
KAZ
SEE
STE
TRS
BUV

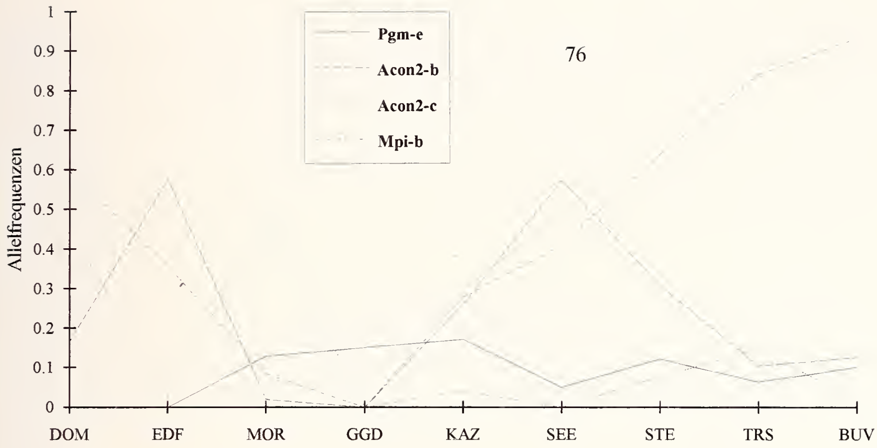


Abb. 73: Verteilung seltener Allele bei einem großräumigen west-östlichen Transekt durch die Kontaktzone an der Altmühl

Abb. 74: Verteilung seltener Allele bei einem großräumigen west-östlichen Transekt durch die Kontaktzone an der Altmühl

Abb. 75: Unregelmäßiger Frequenzverlauf von Allelen bei einem großräumigen west-östlichen Transekt an der Altmühl

Abb. 76: Unregelmäßiger Frequenzverlauf von Allelen bei einem großräumigen west-östlichen Transekt an der Altmühl

Die Abb.69-76 zeigen in derselben Reihenfolge wie in den vorhergehenden Abbildungen steile und flache Kline, Allelfrequenzprofile seltener Allele und Profile mit unregelmäßigem Verlauf bei einem großräumigen südwest-nordöstlichen Transekt durch die Kontaktzone an der Altmühl.

Das Diagramm (Abb.77) enthält eine räumliche Darstellung des für *Z. angelicae* diagnostischen Allels Pgi-c, das an den Kontaktzonen am Main (s. Abb.54) und an der Altmühl (s. Abb.60, 69) jeweils Stufenkline ergibt. Die idealisierte Allelfrequenz-Oberfläche von Pgi-c dient als Beispiel für den topographischen Relieftyp „Senkung".

Ergebnisse des Mantel-Tests

Die Tabellen 7 und 8 zeigen die Luftlinienentfernungen [km] zwischen allen Populationen von *Z. angelicae* und zwischen allen *Z. hippocrepidis*-Populationen. Die Resultate der Mantel-Regressionen, welche zur Überprüfung alternativer Hypothesen über das populationsgenetische Modell der beiden Semispezies *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* durchgeführt wurden, werden in Tab.9 aufgeführt.

Getestet wird die Assoziation zwischen zwei Distanzmatrizen. Die erste Matrix ist die genetische Abstandsmatrix nach Nei. Die Vergleichsmatrix wird

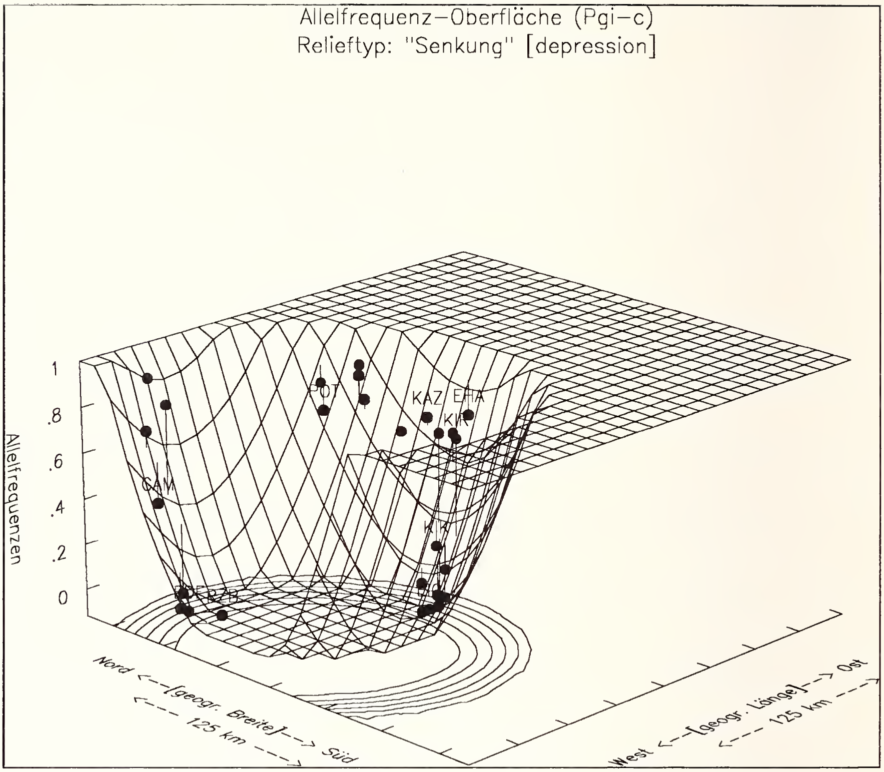


Abb. 77: Ausschnitt einer idealisierten Oberfläche des diagnostischen Allels Pgi-c (*Z. angelicae*) in Süddeutschland

entsprechend der Hypothese zur räumlichen Populationsstruktur formuliert (Tab.9, Spalte 7) und der Matrizentyp ist in Spalte 1 der Tabelle näher benannt. Es handelt sich um die „binäre geographische Abstandsmatrix", mehrere „geographische Abstandsmatrizen kürzester Wege" verschiedener, aufsteigender Ordnungsgrade und die „geographische Abstandsmatrix der Luftlinienentfernung" zwischen Lokalitäten. In der Spalte 2 der Tabelle sind die Bezeichnungen der verschiedenen geographischen Distanzmatrizen in der Notierung der Wichtungsmatrizen zur räumlichen Autokorrelation aufgelistet. In den folgenden vier Spalten folgen zuerst für *Z. angelicae*, danach für *Z. hippocrepidis* die exakten P(Z)-Werte für den einfachen Mantel-Test, d. h. für die Produkt-Moment-Korrelation der Assoziation der Matrizen, und die exakten Wahrscheinlichkeiten P(R) für die Testvariante gemäß der abgewandelten Spearman-Rangkorrelation. Die statistisch konservativeren P(R)-Werte werden hier als verbindliche Testwerte der Hypothesenwahrscheinlichkeit gewertet, denen die statistisch weniger verläßlichen P(Z)-Werte (s.o.) lediglich zum Vergleich gegenübergestellt werden. In der letzten Spalte werden die alternativen populationsgenetischen Modelle zur räumlichen Or-

ganisation benannt. Die Trittsteinmodelle (Migration bzw. Genfluß zwischen Nachbarpopulationen über kurze Entfernungen) leiten mit steigender Ordnung der geographischen Nachbarschaftssmatrizen über zu „Isolation-durch-Entfernung"-Modellen (IBD = Migration durch „Inselspringen" zwischen Subpopulationen in einer Population, die aus räumlich teil-isolierten Subpopulationen besteht). Im Vergleich dazu wird die Anpassung an ein echtes „Isolation-durch-Entfernung"-Modell, d. h. eine nur in Entfernungskilometern gemessene isolierte, kontinuierliche Population, jenen gegenübergestellt.

Es ergeben sich folgende Schlußfolgerungen: Es besteht keine Assoziation zwischen der Größe des genetischen Abstandes bei geographisch nächstbenachbarten Populationen im Gabriel-Netzwerk. Diese Aussage gilt für *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* gleichermaßen in einem räumlichen Interaktionsfeld, das sich von ersten nächsten Nachbarn bis zu Nachbarn 4. Ordnung erstreckt, gemessen als Zahl der Knotendurchquerungen bis zum Erreichen dieser Standorte. Bei beiden Semispezies besteht eine hohe Korrelation ($P \leq 0{,}01$) zwischen der genetischen Divergenz und dem geographischen Abstand, sofern dieser größer ist als die kürzeste Entfernung zwischen mindestens fünf bis höchstens zehn (*Z. hippocrepidis*) bzw. dreizehn Lokalitäten (*Z. angelicae*) im Gabriel-Netzwerk. Diese Tests sprechen für einen Zusammenhang zwischen dem Ausmaß der genetischen Differenzierung und der in der Anzahl zu überspringender lokaler Teilpopulationen gemessenen geographischen Entfernung im großen Maßstab. Das Netzwerk von *Z. hippocrepidis* läßt Nachbarschaftsbindungen nur bis zu einem Maximum 10. Ordnung zu, im Netzwerk von *Z. angelicae* werden Entfernungen 13. Ordnung erreicht. Der Verknüpfungsgrad der Gabriel-Graphen ist mit ca. 6,5% Verbindungslinien bei *Z. angelicae* und ca. 10,3% bei *Z. hippocrepidis* sehr schwach entwickelt, eine Folge uneinheitlicher Verteilungen der Fundorte bzw. kanalisierter Pfade der räumlichen Wechselwirkungen und gegenseitigen Beeinflussungen (Barriere durch die Kontaktzonen). Die Zahl der Verbindungslinien (Kanten) in einem Gabriel-Netzwerk kann theoretisch Werte zwischen $s - 1$ und einem Maximum von $3s - 8$ annehmen, wobei s die Zahl der Lokalitäten angibt (Matula & Sokal 1980). Der Verknüpfungsgrad ist das prozentuale Verhältnis $[e - (s - 1)] / [(3s - 8) - (s - 1)]$ mit der Variablen e als beobachtete Zahl von Verbindungslinien (Kanten).

Ebenfalls sehr hohe Korrelationen ($P(Z) \leq 0{,}02$) bestehen bei beiden Semispezies zwischen der genetischen Divergenz und dem geographischen Abstand in Kilometern.

DISKUSSION

Interpretation der Zymogramme

Die genetische Interpretation der Elektromorphen-Phänotypen erfolgt unter Einbeziehung von F1-Nachzuchten. Durch die elektrophoretische Auftrennung dieser Tiere konnte anhand der resultierenden Allozym-Phänotypen für die häufigsten Elektromorphen eine Mendel-Vererbung gezeigt werden, so daß die Elektromorphen genetisch als Allele entsprechender Enzymloci interpretiert werden können. Bei der phänotypischen Interpretation finden vergleichend die von Harris & Hopkinson (1976) gemachten Angaben zur Substruktur von Humanenzymen Berücksichtigung (vgl. Tab.2). Tab.2 enthält die untersuchten Allozyme, die Anzahl der Elektromorphenklassen und ihre alphanumerischen Benennungen.

Bei einigen, vor allem bei seltener auftauchenden Elektromorphen-Banden von Populationen der hier nur in geringem Maße einbezogenen Nominatform *Z. transalpina*, konnte die aufsteigende Reihenfolge der alphabetischen Benennungen dieser Banden mit rf-Werten anwachsender Laufweiten nicht immer strikt eingehalten worden. Die Laufweitenunterschiede (rf-Werte) der verschiedenen Allozymbanden im elektrischen Feld unter den mit der angewandten vertikalen Elektrophoresemethode definierten Standardmethoden (s.o.) werden als Millimeter Laufweite von der Startlinie aus angegeben. Negative Zahlen zeigen eine kathodale Laufrichtung an. Einzelne Elektromorphenklassen, so z. B. Gpt-c,d und e, sind durch zwei Zahlen gekennzeichnet, die die Unter- und Obergrenze eines Laufweitenbereichs angeben; diesem mußten solche Banden zugeordnet werden, deren geringe Mobilitätsunterschiede mit der angewandten Methode keine weitere Auftrennung in getrennte Elektromorphen mit eigenen rf-Werten zuließen. Dies führt zwar zu einer Unterschätzung des Polymorphismus, nicht aber zu prinzipiellen Fehlern.

Die zahlenmäßige Festlegung der einzelnen rf-Werte folgt den Angaben von Hille (1986). Die Normierung – zumindest der häufigen Elektromorphe – erfolgt routinemäßig mit Hilfe aufgetragener Referenztiere elektrophoretisch gut bekannter Populationen (Interneppo und St. Egyden). Zusätzlich wurden in Abständen mit ausgesuchten Tieren elektrophoretische Wiederholungsläufe durchgeführt, um fragliche Laufweitenunterschiede zu überprüfen. In Abweichung von den bei Hille (1986) gemachten Angaben, werden die Elektromorphenklassen in der vorliegenden Arbeit durch die **Mediane** der rf-Werte aller diesen Klassen zugeordneten Banden bestimmt, um den von Lauf zu Lauf variierenden Elektrophoresebedingungen am besten Rechnung zu tragen.

Bei den Allozymen Aconitase, Malatdehydrogenase, Isocitratdehydrogenase, Glutamat-Oxalacetattransaminase und Glucosidase konnten zwei unabhängig kodierende Loci gefunden werden; die entsprechenden Allozyme wandern kathodal und anodal, nur die Isocitratdehydrogenase-Banden wandern beide anodal.

Allelfrequenzen, Genotypenverteilungen und diagnostische Allele

Die mittlere Stichprobengröße aller Populationen beträgt 20,8 Tiere (bzw. Nachweise von ebensovielen Allozym-Phänotypen pro polymorphem Allozym) und dürfte für Zygaenen verläßliche Schätzwerte der Frequenzen der häufigsten Allele ergeben (vgl. Edelmann 1983); die auf den Allelfrequenzen fußenden abgeleiteten populationsgenetischen Parameterschätzungen sind ohnehin um einen Korrekturterm bezüglich variierender Stichprobenumfänge ergänzt und berücksichtigen daher ausdrücklich die statistischen Fehler aufgrund unterschiedlicher Stichprobengrößen.

Die Allelfrequenzen der Populationen variieren geographisch hoch signifikant (s. Hille & Naumann 1995; s. Tab.1). Schon auf der Ebene der Genotypenverteilungen (s. Tab.12, im Anhang) ergeben sich teilweise an einigen Genloci mehr oder weniger deutliche Überlappungen zwischen den drei Semispezies, an anderen aber deutlich getrennte Verteilungen. Als einziger Enzymlocus scheint **6Pgdh** zwei diskrete Verteilungen aufzuweisen; in den meisten Populationen der Semispezies *Z. angelicae* (6Pgdh-c) und *Z. hippocrepidis* (6Pgdh-b) scheinen zwei verschiedene Allele fixiert zu sein. Diese Allele könnten daher als sog. Markerallele der jeweiligen Populationen eingesetzt werden. Dennoch sollte das Allozym 6PgDh zur Diagnose des systematischen Status von Populationen nur mit Vorsicht gebraucht werden, da wegen der geringen Laufweitenunterschiede der diagnostischen Elektromorphen (rf-Werten von 9 gegenüber 12 mm) Fehlinterpretationen nicht sicher auszuschließen sind.

Darüberhinaus gibt es eine gewisse Anzahl Enzymloci, welche in den Arealen der beiden Semispezies z.T. deutlich unterschiedliche Genotyp- und Allelfrequenzen für bestimmte Allele, sog. diagnostischen Allele (Begriff s. Ayala 1983; vgl. Hille 1986) annehmen. Es handelt sich in der Hauptsache um die Genloci **Pgi, Pgm, Me, Acon1, Idh1 und Mdh2**. Diese Loci werden wichtig bei der Beschreibung der Genodynamik in den Kontaktzonen (s.S. 173 ff). Die räumliche Verteilung der Allelfrequenzen der diagnostischen Allele, ihre Allelfrequenz-Oberflächen, ist bereits oben näher beschrieben worden.

Aus Tab.3 und 13 (s. Anhang) ist weiterhin zu ersehen, daß die absolute Allelzahl im gesamten Superspezieskomplex im Vergleich zu einzeln betrachteten Populationen bzw. Populationsgruppen innerhalb der Semispezies hoch ist – erste untrügliche Kennzeichen für genetisch weitgehend abgeschlossene Genpools in den Teilgruppen. Diesen Befund unterstreicht auch der hohe Wert des Koeffizienten der genetischen Diversität $\bar{G}_{ST}$ aller untersuchten Populationen, der weit größer ist als entsprechende Koeffizienten, die normalerweise in einer Diversitätsanalyse zwischen konspezifischen Populationen erreicht werden (Nei 1987).

Die z.T. überlappenden Genotypverteilungen und die geringe Zahl von Markerallelen bzw. diagnostischen Allelen sprechen für ein junges Divergenzalter der drei Semispezies, das mit Hilfe der genetischen Abstände zumindest in Größenordnungen angegeben werden kann (s.S. 156). Diese Berechnungen stützen die biogeographische Hypothese, nach der allopatrische Spezia-

tionsprozesse durch pleistozäne Arealverschiebungen von geographischen Teilpopulationen innerhalb einer ancestralen *Z. transalpina*-Form eingeleitet wurden, die zu den heutigen Semispezies geführt haben.

Die deskriptiven populationsgenetischen Parameterschätzungen

Von den insgesamt untersuchten 24 Allozymen (entsprechend 29 Loci, s.o.) sind 16 polymorph (einschl. Tpi), d.h. sie besitzen mindestens zwei Allele, und 13 Loci erweisen sich als monomorph (s. Tab. 2).

Die mittlere beobachtete Heterozygotie $\hat{H}_0$ und die erwartete Heterozygotie $\hat{H}$

Die deskriptiven populationsgenetischen Parameter (Tab.10) belegen einen deutlichen Unterschied zwischen den Semispezies *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis*. Die Populationen dieser Semispezies unterscheiden sich statistisch gesichert in den beobachteten Heterozygotie-Graden $\hat{H}_0$ (Kruskal-Wallis-Test: H = 21,5216 bei 1 Freiheitsgrad; $P < 0{,}001$; s. Sokal & Rohlf 1981). Analoge Verhältnisse findet man im Prozentsatz polymorpher Loci (0,99-Kriterium) und in der durchschnittlichen Allelzahl pro Genlocus. Aufgrund dieser Ergebnisse ist die Semispezies *Z. angelicae* als genetisch variabler als *Z. hippocrepidis* einzustufen. Die beiden untersuchten Populationen der Nominatform *Z. transalpina* gleichen in ihrer genetischen Variabilität der Semispezies *Z. angelicae*, was bereits Hille & Naumann (1992) für einen größeren elektrophoretischen Datensatz von *transalpina*-Populationen feststellen konnte.

Die Höhe der durchschnittlichen Heterozygotie im *Z. transalpina*-Komplex liegt mit Werten von 0,052 (CDS) bis 0,161 (MÄU) in dem für Wirbellose typischen Bereich, insbesondere sind die Heterozygotie-Werte bzw. G_{ST} denen anderer tagfliegender Schmetterlinge vergleichbar (Satyridae: s. Porter & Geiger 1988; Nymphalidae: Porter 1990; Pieridae: Geiger & Shapiro 1992).

Die Unterschiede in der enzymelektrophoretischen Variabilität lassen sich nur unter Hinzunahme von Hilfsannahmen, die auf unterschiedliche Adaptationsfähigkeit und ökologische Plastizität – etwa in Form flexiblerer Habitatwahl oder Ressourcennutzung – durch die genetisch variablere *Z. angelicae* abzielen, i.S. eines balancierten Polymorphismus interpretieren. Diese Interpretation ist aber wegen der sehr ähnlichen Bionomie der beiden Semispezies (Larvalentwicklung, Diapausesteuerung etc.), der Vielzahl besiedelter Biotope, fehlender ökologischer Übergangssituationen in den Kontaktzonen und der Tatsache, daß bestimmte Standorte syntop besiedelt werden, äußerst spekulativ. Berücksichtigt man die höheren effektiven Populationsstärken von *Z. angelicae*, so liegt der Schluß nahe, daß die „östliche“ *Z. angelicae* wahrscheinlich vergleichsweise geringere Einbußen ihrer ursprünglichen genetischen Vielfalt im ponto-mediterranen Raum hat hinnehmen müssen als ihre beiden nächsten Verwandten im atlanto- bzw. adriato-mediterranen Glazialrefugien in West- und Mitteleuropa (s. Hille & Naumann 1995).

Die verschiedenen populationsgenetischen Kenngrößen lassen insgesamt den berechtigten Schluß zu, daß die Unterschiede in der durchschnittlichen genetischen Variabilität in der unterschiedlichen geographischen Organisati-

on der Populationen und Populationsgruppen dieser beiden Semispezies und damit letztlich in ihren Populationsstrukturen zu suchen sind, wie weiter unten noch ausführlich dargelegt. Die Hypothese eines weitgehend „geographisch neutralen Polymorphismus" schließt nicht aus, daß nicht auch einzelne oder auch mehrere Allelfrequenzen lokal durch Selektion stabilisiert werden, was vor allem für die geographischen Kontaktbereiche der beiden Semispezies mit hoher Wahrscheinlichkeit gilt (s.S. 176 ff).

Die beobachtete Heterozygotie als Testgröße für Hybridisierungen zwischen Populationen

Da sich die Heterozygotie-Werte der beiden Semispezies signifikant unterscheiden, kann diese Größe dazu benutzt werden, mögliche Hybridisierungen anzuzeigen.

Die elektrophoretische Stichprobe vom Standort Gambach GAM, welche in Hinblick auf die Stichprobennahme Probleme aufwirft, die ausführlich auf den S. 144 ff besprochen werden, unterscheidet sich in ihrem Heterozygotiegrad nicht von den Werten anderer *angelicae*-Populationen (t-Test einer Stichprobe mit einer Stichprobenserie, s. Sokal & Rohlf 1981; hier GAM und alle übrigen *angelicae*-Populationen: $t_{s[0,05;\ 17]}$ = 1,26 mit 17 Freiheitsgraden). Sie unterscheidet sich dagegen im Heterozygotiegrad signifikant von den Werten der *hippocrepidis*-Populationen ($t_{s[0,05;\ 14]}$ = 8,199; df. = 14). Zu beachten ist allerdings die relativ schwache statistische Verläßlichkeit dieser Aussage, bezogen auf den t-Test. Nach Archie (1985) gewinnt man mit diesem Test, selbst bei den hier vorliegenden großen Unterschieden in der Heterozygotie, im Schnitt nur eine 20- bis 30%-ige Sicherheit, daß die Unterschiede tatsächlich real sind. Trotz dieser Einschränkung spricht das vorliegende Resultat zunächst für die Einschätzung, daß es sich bei der Stichprobe GAM um eine *angelicae*-Population handelt, entsprechend den Literaturangaben (s. Burgeff 1965).

Weitere Befunde (s.S. 150 ff) relativieren jedoch diese erste Einschätzung. Außerdem sprechen die Ergebnisse gegen die Hypothese, daß es sich im Bereich der Kontaktzone am Main bei Gambach und an der Altmühl bei Kinding um ausgeprägte, breite Intergradierungszonen zwischen genetisch unterschiedlich differenzierten Populationen i.S. von allopatrischen Hybridisierungen (vgl. Mayr 1975) handelt, weil die Heterozygotiegrade der Stichprobe der Population(en) GAM und der beiden Kindinger Populationen (KIR und KIK) keine Mittelstellungen zwischen den signifikant unterschiedlichen Heterozygotiegraden der beiden Semispezies *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* einnehmen.

Weitere populationsgenetische Indizien lassen erfolgreiche Hybridisierungen eher als die Ausnahme erscheinen (f_{isik}-Werte: s. Tab.14, Anhang).

Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht, die erwartete Heterozygotie und die F-Koeffizienten

Der generelle Test auf Hardy-Weinberg(HW)-Verteilung der Genotypenklassen gibt zu erkennen, daß die Populationen in der Mehrzahl der Fälle signifikant vom HW-Gleichgewicht abweichen. Die erwartete Heterozygotie

$\hat{H}$ stimmt demnach nicht mit der beobachteten Heterozygotie $\hat{H}_o$ überein. (Auf diesen Befund wird noch genauer bei der Besprechung der F-Statistik einzugehen sein, da der F_{IS}-Wert als Alternative dem χ^2-bzw. G-Test vorzuziehen ist, wenn man die Abweichung von der theoretisch zu erwartender Hardy-Weinberg-Verteilung angeben möchte.)

Ergebnisse und Interpretationen zur F-Statistik

Bevor auf die Ergebnisse zur F-Statistik in ihren Einzelaspekten eingegangen werden soll, müssen einige allgemeine Aussagen zu der genetischen Interpretation der Allozymsysteme vorangestellt werden.

Allgemein muß man innerhalb der nachfolgend besprochenen Allozymsysteme zwei Klassen unterscheiden: In die erste Klasse fallen solche Allozyme, für die wahrscheinlich sporadisch Konformationsänderungen auftreten. Diese Konformere erzeugen eigene Elektromorphen im Zymogramm, die allerdings einen nicht genetisch interpretierbaren Entstehungshintergrund haben (Allozyme Mpi, Me und einige wenige, selten auftretende, weit wandernde Banden von Mdh2: s. Pieper 1991). Weitere Schwierigkeiten bei der Interpretation von Zymogrammen bereiten auch die methodisch bedingten Unschärfen bei der elektrophoretischen Trennung verschiedener Elektromorphen (vgl. Allozyme 6PgDh, Idh, Gpt), die zu Fehlern beim Erkennen der Allozym-Phänotypen, vor allem der Heterozygoten führen können. Diesen Fehlerquellen wurde z.T. durch Zusammenfassung einzelner Elektromorphe zu gemeinsamen Klassen begegnet (s. Tab. 2). In die zweite Klasse fallen Allozyme, die wahrscheinlich keinen neutralen Polymorphismus zeigen. Einige Allozyme bestimmter Genloci unterliegen starker Selektion, die u.a. verantwortlich ist für die Aufrechterhaltung von Austauschungleichgewichten in den Kontaktzonen (s.S. 178). Solche Allozyme können nicht als neutral angesehen werden, da bestimmte Genotypen differenziell von der Selektion bewertet werden.

Auf alle übrigen Genloci, an denen keine Konformere auftreten und für die evolutive Neutralität angenommen werden kann, sollte sich die F-Statistik stützen. Deshalb wurden bei den meisten Analysen zur F-Statistik Fallunterscheidungen durchgeführt, die diese und weitere Umstände berücksichtigen.

Die F-Koeffizienten

Die verschiedenen F-Werte $F_{IS}(i)$, $F_{IT}(i)$ und $F_{ST}(i)$ einzelner Allele i und deren Mittelwerte, sowie die Summenstatistik bei Betrachtung aller polymorphen Genloci, werden in Tab.13 im Anhang angegeben.

Die F_{IS}-Werte

In Tab.14 (Anhang) fällt auf, daß es keine mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $P < 0{,}001$ signifikanten negativen F_{IS}-Werte, d. h. keinen signifikanten Überschuß an Heterozygoten gibt. In allen Fällen, in denen überhaupt negative Werte auftreten, handelt es sich um F-Werte solcher Allele, die sehr selten sind (z. B. Pgi-g,h; Pgm-j, Mdh1-f,i; Got1-d, Got2-a,b,e; Gpt-h, Acon1-a,d; Acon2-g, 6PgDh-a,e; Tpi-d und alle Allele des Idh2-Genlocus).

Aufgrund theoretischer Überlegungen (Majumber & Chakraborty 1981) und numerischer Untersuchungen (Cuguen et al. 1988) ist jedoch bekannt, daß selbst unter Randbedingungen, bei denen in Simulationen Paarungsgleichgewichte mit einem theoretischen $F_{IS} = 0$ gewählt wurden, negative F_{IS}-Werte in Abhängigkeit von der Stichprobengröße und dem Grad des Polymorphismus (hier Zahl der Allele) an dem untersuchten Genlocus auftreten können. Dieses Phänomen findet seine Erklärung in der Tatsache, daß die Möglichkeit, seltene Allele in einer gegebenen Population und besonders für diese Allele homozygote Individuen zu finden, proportional mit dem Stichprobenumfang zunimmt. Seltene Allele findet man aber meist in heterozygoten Individuen. Daher ist ein durch biologische, weniger durch statistische Gründe bedingter Überschuß an Heterozygoten in Populationen tatsächlich noch seltener, als die Zahl vorgefundener signifikanter negativer F_{IS}-Tabellenwerte bei beschränktem Stichprobenmaterial ahnen läßt. In dem vorliegenden Fall scheint daher eine mögliche Verschiebung der Genotypenverhältnisse gegenüber der Erwartung in Richtung auf einen Überschuß von Heterozygoten überhaupt keine Rolle zu spielen.

Dagegen zeigt in der vorliegenden Untersuchung die überwiegende Zahl aller F_{IS}-Werte signifikante, deutlich positive Abweichungen (Signifikanztest nach Li & Horvitz 1953; $\chi^2 = nF_{IS}(m\text{-}1)$) von Hardy-Weinberg-Gleichgewichten (s.a. erwartete Heterozygotie $\hat{H}$). Deutlicher wird dieses Verhalten der Einzelwerte bei den Mittelwerten: 13 von 16 polymorphen Loci zeigen einen statistisch gesicherten hohen Überschuß an Homozygoten. Dieser Anteil reicht von knapp 9% (Locus Got1) bis über 50% (Loci Mpi, 6Pgdh, Me und Tpi; vgl. $F_{IS}(i)$-Werte in Tab.13 im Anhang).

Dieser generelle, alle Loci betreffende Effekt, der zudem in jeder einzelnen Population meßbar ist, spricht eindeutig für die Existenz zeitlicher oder räumlicher oder raum-zeitlicher Substrukturierungen der einzelnen Populationen. Mehrere mögliche Ursachen für die resultierende Demstruktur der Populationen sind denkbar, z. B. das Raumnutzungsverhalten, das Paarungssystem und das den Zygaenen eigene Phänomen der fraktionierten Diapause (Wipking 1987, Wipking & Naumann 1992). Außerdem kann die Substrukturierung auch von der Struktur der Habitate selbst bestimmt werden.

Hinweise auf eine strenge Mikrohabitatbindung von Zygaenen erbrachte die Freilanduntersuchung von Heine (in Vorb.) an *Z. trifolii*. Die Weibchen setzen ihre Eigelege mit deutlicher Bevorzugung an Bestände der Larvenfutterpflanze *Lotus corniculatus* in solchen Habitatbereichen ab, an denen sie selbst aus dem Kokon geschlüpft sind und ihre erste Kopulation eingingen. Diese Eigenart bei der Eiablage führt dazu, daß innerhalb mosaikartiger Habitatbereiche der Anteil abstammungsgleicher (= autozygoter) Allele erhöht ist und die Unterschiede zwischen den Habitatmosaiken bezogen auf die genetische Ausstattung der dort vorgefundenen Tiere zunehmen. Bei geringer Dispersionsneigung der Imagines müßte folglich eine Zufallsstichprobe aus der gesamten Population einen meßbaren Überschuß an Homozygoten ergeben – ein klassisches Beispiel für den Wahlund-Effekt.

Bei Dispersionsmessungen in den Jahren 1991/92 an Populationen des *transalpina*-Komplexes in Kinding, Altmühltal zeigte sich (s. Böhmer 1995), daß

die mittlere, individuell zurückgelegte Entfernung zwischen zwei oder mehr Markierungsfängen im Habitat bei *Z. angelicae* sowohl bei den Männchen als auch bei den Weibchen bei einer gesamten linearen Ausdehnung des Habitates von ca. 2500 m etwa 170 m betrug; in 1992 waren es 192 m bei den Männchen und 153 m bei den Weibchen. Die Durchmesser dieser als „Aktionsraum" interpretierten Dispersionsweiten betrugen in 1991 für *Z. hippocrepidis* 172 m bei den Männchen und 153 m bei den Weibchen, und im Jahre 1992 103 m bzw. 95 m. Aus der Varianz aller individuellen Ausbreitungsradien ergeben sich folgende Werte der durchschnittlichen Ausbreitungskapazität ν [dispersal] der Populationen: Sie betragen für *Z. angelicae* in den Jahren 1991 (1992) 40,4 m (54,7 m), für *Z. hippocrepidis* entsprechend 73,6 m (22,5 m).

Wenn auch die Werte aus unterschiedlichen Jahren schwanken und sich außerdem Unsicherheiten bei der Dispersionsfähigkkeit der Geschlechter ergeben (vgl. Böhmer 1995), so läßt sich dennoch feststellen, daß wegen der geringen Größe dieser Werte größere Habitate regelmäßig mehrere Subpopulationen oder Deme aufnehmen, da die Dispersions-Varianzen die Radien der „genetischen Nachbarschaftsgrößen" (s. Wright 1978) angeben. Diese Tatsache ist bislang bei Stichprobenaufsammlungen für die Enzymelektrophorese nicht berücksichtigt worden, und würde somit den offensichtlichen „Wahlund-Effekt", d. h. das generelle Übergewicht der Homozygoten z.T. erklären können. Betrachtet man nämlich die exemplarische Aufschlüsselung dieser beträchtlichen positiven Abweichungen für die einzelnen Allele aller Genloci in ausgewählten Populationsstichproben, so stellt man fest, daß die entsprechenden F_{ISik}-Werte bzw. deren Mittelwerte F_{ISk} innerhalb einzelner Stichproben gleichsinnig in ihrer Höhe variieren (s. Tab.14 im Anhang). Das prinzipielle Übergewicht der Homozygoten in seinen unterschiedlichen Ausprägungen wird in allen Stichproben deutlich. Durchschnittlich sehr hohe positive Werte erreichen die Loci Mpi, Me und 6PgDh. Während für die hohen Werte des Genlocus Mpi wahrscheinlich auch die oben diskutierten methodischen Gründe verantwortlich gemacht werden können, spielen bei den Loci Me und 6PgDh neben diesen vor allem solche Gründe eine Rolle, die sich auf die Lokalitäten selbst bzw. die aus ihnen entnommenen Stichproben beziehen. Deshalb sollte bei zukünftigen elektrophoretischen Stichproben das „sampling scheme" an die örtlichen Strukturgegebenheiten angepaßt werden, um Stichproben möglichst innerhalb einzelner Deme zu gewinnen.

Zeitlich bedingte, sich genetisch wie eigentliche Inzucht auswirkende Effekte können entstehen, wenn die Stichprobe Tiere mehrerer Generationen umfaßt, die sich im Allelbestand unterscheiden (Effekt der fraktionierten Diapause, s.o.). Da die synchron und syntop auftretenden Tiere einer solchen „Population" sich genotypisch nicht mehr aus allen Gametenkombinationen einer Elterngeneration zusammensetzen, sind Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht der Genotypenklassen vorgegeben. Ein Überschuß an Homozygoten ist dann wahrscheinlich, wenn die mehrfach diapausierenden Larven von unterschiedlichen Homozygoten abstammen – die Anlage zur einfachen oder mehrmaligen Überwinterung kann sowohl eine geringe als auch eine starke genetische Komponente besitzen. Auf jeden Fall entste-

hen Zufallsmischungen von Nachkommen unterschiedlicher Elterngenerationen, die eine synchron-syntope Population aufbauen.

Schließlich führen Fluktuationen der Populationsstärke, die auch bei *Zygaena* häufig auftreten (s. Böhmer 1995), zu einer Verstärkung der Bedingungen für Inzucht. Dies gilt in gleicher Weise für ein reduziertes Flächenangebot der als Lebensraum unentbehrlichen Trockenrasen-Gesellschaften, das durch zahlenmäßig verkleinerte Populationen denselben Effekt ausübt.

Vom theoretischen Standpunkt sicher trivial, aber von großem praktischen Nutzen ist das Verhalten der F_{IS}-Werte bei der Analyse solcher Stichproben von Populationen, die die geographische Kontaktaufnahme mit Populationen der jeweils anderen Semispezies herstellen (z. B. die Population(en) Gambach GAM am Main und die Kindinger Populationen KIK und KIR im Altmühltal). Eine detaillierte Analyse der populationseigenen Inzuchtkoeffizienten bestimmter Allele, z. B. der Markerallele bzw. diagnostischen Allele 6Pgdh-b, c und Me-a, b, deckt aufgrund der gegen den Wert 1 (d. h. Fixierung homozygoter Individuen) tendierenden F_{ISik}-Werte die genotypische Inhomogenität dieser Populationsstichproben auf; für andere Allele gilt dies in einer weniger deutlichen Ausprägung.

Diese Befunde stellen einen weitern Sonderfall bei der Stichprobennahme heraus, weil die entsprechenden Stichproben Individuen unterschiedlich differenzierter Populationen vom selben Standort in mehr oder weniger großem Umfang enthalten. Diese Individuen sind entweder für das eine oder das andere Markerallel bzw. diagnostische Allel homozygot. Für die Stichprobe des Standortes Gambach konnte damit erstmals nachgewiesen werden, daß dort Populationen beider Semispezies *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* in Mikrosympatrie, dabei nicht streng syntop, aber weitgehend allochron, vorkommen (s. u.), während bisher von dort nur die Existenz von Populationen von *Z. angelicae* ssp. *rhatisbonensis* bekannt war (Burgeff 1965).

Die Aufsammlung genetisch unterschiedlich differenzierter Individuen am Standort Gambach und ihr fehlerhaftes Zusammenfassen zu einer gemeinsamen Stichprobe GAM wurde dabei durch die fließenden morphologischen Übergänge der Individuen begünstigt. Zusätzlich indizieren ähnlich hohe F_{ISik}-Werte in Populationen, die sich in unmittelbarer Nähe zu den Kontaktbereichen befinden, daß auch dort zum Teil die Möglichkeit besteht, in autochtonen Populationen vereinzelt genetisch divergente Tiere zu identifizieren, die nicht zu der bodenständigen Population gehören können und wahrscheinlich aus benachbarten Standorten zugewandert sind (Population Retzbach RZB am Main und Population Katzental KAZ im Altmühltal). Diese neuen Erkenntnisse verlangen eine vorsichtige Interpretation der Allelfrequenzen dieser „Populationen" und insbesondere der auf ihnen basierenden populationsgenetischen Analysen wie der Clusteranalyse und der Multidimensionalen Skalierung.

Weiterhin sprechen die Werte in diesem und in den anderen Fällen gegen ein größeres Ausmaß erfolgreicher aktueller Hybridisierung, d. h. die Erzeugung fertiler Nachkommen, zwischen diesen genetisch verschiedenen, syntopen Populationen der in Betracht kommenden Standorte. Obwohl es im Freiland während eines längeren Zeitraumes zwischen den eigentlichen Spitzen der

Flugzeiten beider Semispezies am Standort Gambach zum Schlupf morphologischer Mischtypen und zu Verpaarungen dieser Tiere untereinander und mit morphologisch reinen Elterntypen kommt, und dadurch der Sachverhalt der Hybridisierung im Freiland gegeben scheint, scheinen die elektrophoretisch nachweisbaren hybriden Heterozygoten in den Populationen unterrepräsentiert zu sein – ein Befund, der allerdings mit umfangreicherem Datenmaterial noch näher untersucht werden muß. Die Analyse der vorliegenden Stichprobe wird durch die weitgehend überlappenden Allelfrequenzverteilungen erschwert, wodurch selbst eine auf Genotypenbasis durchgeführte Diskriminanzanalyse der problematischen „Population" Gambach GAM keine eindeutigen Erkenntnisse in puncto Hybridisierungsausmaß erbringt.

Aus diesem Grunde wurde mit Hilfe eines „Maximum-likelihood"-Modells die Genotypenhäufigkeiten in sechs unterschiedlichen Individuenklassen geschätzt, in die kodominante Allozymmarker, sogenannte „Eltern-spezifische Allele" in Hybrid-Populationen aufspalten sollten (s. Nason & Ellstrand 1993). Die Zahlen für die Gambach-Stichprobe sehen wie folgt aus (Hille, in Vorb.):

Tab. 10: Genotypenklassifizierung der Stichprobe Gambach

reine *angelicae*	10	14,29%
reine *hippocrepidis*	3	4,29%
F1-Hybride	0	0
angelicae oder *hippocrepidis* rekombinierte, unbestimmt	20	28,57%
angelicae-F2 und höher	8	11,43%
hippocrepidis-F2 und höher	29	41,43%

Festhalten läßt sich zu diesem Zeitpunkt, daß Freilandpaarungen zwischen morphologisch unterschiedlichen Individuen wohl stattfinden (s. Gassmann 1994) und die morphologische Variation in den betreffenden Kontaktpopulationen deutlich erhöht ist (s. Gassmann et al. 1994), aber alle populationsgenetischen Maßzahlen weitgehend reproduktiv isolierte Genpools diagnostizieren. Die bisher angewandten Methoden decken keine direkte F1-Hybridisierung auf; die vorgefundenen Individuen mit Hybridcharakter rekrutieren sich alle aus weiter zurückliegenden Hybridisierungsereignissen und Rückkreuzungen mit den „reinen" Elterntieren. Die Gründe für das Fehlen von F1-Hybriden liegen wohl z.T. in der Zusammensetzung der Gambacher Stichprobe, da dort nur zu den jeweiligen Flugzeit-Spitzen der Populationsentwicklungen der beiden Semispezies gefangen wurde. Ungeachtet dieser Besonderheiten der Stichprobennahme muß man allerdings von Selektion

gegen Hybride ausgehen. Als Mechanismen scheinen zum einen sexuelle Zuchtwahl in Form assortativer Partnerwahl, die prägam wirksam werden kann, denkbar (vgl. Hille et al. 1993), und als metagame Isolationsmechanismen könnten in Übereinstimmung mit dem Modell der Hybridzonen (s. Barton & Hewitt 1985) Selektionsnachteile der Hybriden verantwortlich gemacht werden.

Zu möglichen Ursachen der Hybridunterlegenheit im *Z. transalpina*-Komplex können z.Zt. noch keine sicheren Angaben gemacht werden. Es gilt jedoch vorbehaltlich aufgrund erster Versuche mit Laborkreuzungen zwischen französischen *Z: transalpina*– und *Z. hippocrepidis*-Imagines als wahrscheinlich, daß die Fertilität der Hybride zwar nicht herabgesetzt ist, jedoch die Mortalitätsraten der F1-Larven in den einzelnen Entwicklungsstadien erhöht sind (Dutreix 1992).

Die F_{IT}(i)-Werte

Die F_{IT}(i)-Werte hängen vor allem von dem Differenzierungsgrad zwischen den Populationen ab (s.Tab.13 im Anhang), der durch die Anteile der homozygoten Individuen mit populationsspezifischen Allelen in einzelnen Populationen modifiziert wird. Kommen einige Allele exklusiv in wenigen Populationen vor, so übersteigt der F_{IT}-Wert die beiden anderen F-Werte. Aus diesen Gründen sind die eigentlichen Inzuchtkoeffizienten F_{ISik} zur Darstellung der Strukturierung einzelner Populationen, die F_{ST}-Koeffizienten zur Darstellung der Differenzierung zwischen den Populationen informeller als der F_{IT}-Koeffizient. Der Einfluß seltener Allele läßt sich außerdem besser mit der „Slatkin-Darstellung" demonstrieren (s. Abb.21), so daß hier nicht näher auf die F_{IT}-Werte eingegangen werden soll.

Die F_{ST}(i)-Werte

Die Tabellenspalte mit den F_{ST}(i)-Koeffizienten (s. Tab.13 im Anhang) enthält nur in wenigen Fällen nicht-signifikante Werte. Der Differenzierungsgrad der einzelnen Allele im *Z. transalpina*-Komplex schwankt zwischen ca. 5% und sehr hohen Werten bis 84% (Allel 6Pgdh-b). Geringe Differenzierungsgrade innerhalb des *transalpina*-Komplexes besitzen nur die Genloci Got1 mit 9,5% und Idh2 mit 3%. Alle übrigen polymorphen Loci zeigen hohe Differenzierungsgrade ihrer häufigeren Allele über 16%. Aufgrund der Überlegungen zu der Balance zwischen Gendrift und Genfluß im „Insel-Modell" der genetischen Populationsstruktur (s.S. 63 ff) liegt der Schwellenwert, für den rezenter Genfluß keine Rolle mehr spielt, bei $F_{ST} > 0{,}333$ (s. Porter & Geiger 1988); im „Isolation-durch-Entfernung"-Modell mit Demstruktur, entsprechend einem „unendlichen Trittstein"-Modell [infinite steppingstone] liegt der Schwellenwert in der gleichen Größenordnung und unterscheidet sich vom wahren Wert um einen Betrag, der von den Dispersionsraten zwischen den Trittsteinen abhängt (Slatkin & Barton 1989).

Die große Anzahl der Allele, deren F_{ST}-Werte weit über 0,333 liegen, kennzeichnen sehr deutlich die weitgehend reproduktive Isolation zwischen den Semispezies; dies läßt sich für die Kontaktzonen am Main und an der Alt-

mühl zwischen *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* sicher behaupten. Schaut man sich die betreffenden Allele mit F_{ST}-Werten über 0,333 genauer an (z. B. Pgi-c, Mdh2-a, 6Pgdh-c, Idh1-d und Me-b mit hohen Frequenzen bei *Z. angelicae*, dagegen z. B. Pgi-f, Mdh2-d, 6Pgdh-b, Idh1-a und Me-a mit hohen Frequenzen bei *Z. hippocrepidis*), so stellt man fest, daß sie an den Kontaktzonen Stufenkline bilden, deren Steilheit trotz der Möglichkeit der Hybridisierung durch Selektion aufrecht erhalten wird (s.S. 173 ff). Da diese selektionsabhängigen Genloci mit in die Mittelwertbildung einbezogen werden, sind die gemittelten F_{ST}-Werte überschätzt und die daraus abgeleiteten genetisch determinierten Genflußmaße (N_em) unterschätzt (vgl. Porter 1990).

Ebenso überschätzt ist der über alle Loci und Allele gemittelte F_{ST}-Wert von 0.419. Bei Einbeziehung der monomorphen Loci in die Berechnung ergibt sich der Nei'sche Koeffizient der genetischen Diversität $\bar{G}_{ST}$ von 0.377 (Tab.13 im Anhang).

Einfache F-Statistik

Die summarische F-Statistik aller Genloci, getrennt für die *Z. angelicae*– und *Z. hippocrepidis*-Populationen berechnet, ergibt folgendes Bild (Tab.4): Die Populationen von *Z. angelicae* besitzen, unter Fortlassung der gemischten Stichprobe vom Standort Gambach, einige Genloci mit geringen Differenzierungsgraden $F^*_{ST} < 10\%$ (stichprobenkorrigierte F_{ST}) zwischen den Populationen. Es sind dies die Loci Pgi, Pgm, Mdh2, Got1, Mpi, Gpt, Acon1 und Idh1+2. Den höchsten F^*_{ST}-Wert erreicht der Genlocus Hk; ebenfalls hohe Werte ergeben die Markerloci bzw. diagnostischen Loci 6Pgdh und Me. Der über alle Loci und Populationen (ohne Gambach GAM) gemittelte korrigierte F_{ST}-Wert für *Z. angelicae* beträgt 0,098 unter Berücksichtigung von 16 polymorphen Loci. Läßt man die beiden Markerloci bzw. diagnostischen Loci 6Pgdh und Me sowie den eventuell durch zusätzliche modifikatorische Banden beeinflußten Locus Mpi aus der Berechnung heraus, so reduziert sich der mittlere F^*_{ST}-Wert auf 0.093. Entsprechende Werte unter Einbeziehung der Stichprobe Gambach ergibt für 16 polymorphe Loci einen korrigierten F_{ST}-Wert von 0.118, für 13 Loci ist der korrigierte $F_{ST} = 0.109$.

Der Differenzierungsgrad der *Z. hippocrepidis*-Populationen (ohne die Gambacher Stichprobe) ist – betrachtet man den über alle Loci und Populationen gemittelten korrigierten F_{ST}-Wert – etwa doppelt so hoch wie der von *Z. angelicae* (0.239 für 16 Loci und 0.216 für 13 Loci). Die Einbeziehung der Stichprobe Gambach in die Berechnung erniedrigt diese Mittelwerte nur unwesentlich. Der höhere durchschnittliche Differenzierungsgrad von *Z. hippocrepidis* erklärt sich aus den höheren F_{ST}-Werten einzelner Loci, z. B. Pgi, Pgm, Acon1+2 und 6PgDh, an denen die *hippocrepidis*-Populationen z.T. zusätzliche Allele geringer Frequenz dazugewinnen, oder sich regional in ihren Allelfrequenzen unterscheiden (Altmühltal); dies ist die Hauptursache für die höheren F_{ST}-Werte und ein Effekt der polytypischen Differenzierung von *Z. hippocrepidis* in verschiedene Subspezies.

Im Unterschied zu *Z. hippocrepidis* fällt die Einbeziehung der Stichprobe Gambach bei der Berechnung des mittleren F^*_{ST}-Wertes bei *Z. angelicae* stär-

ker ins Gewicht, ein weiteres Indiz für die unerwartete Tatsache, daß die Stichprobe Gambach eine aus Tieren der beiden Semispezies *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* gemischte Stichprobe mit zahlenmäßig höheren Anteilen an *hippocrepidis*-Individuen (s. Tab.11) darstellt.

Hierarchische F-Statistik

Die Methode der hierarchischen F-Statistik beschreibt zum einen den Prozentsatz der Varianz in den Allelfrequenzen, welcher auf einzelne Teilgruppen innerhalb einer Hierarchieebene im Vergleich zur Gruppe als Ganzes entfällt; die Varianz innerhalb der Teilgruppen ist demnach F, die zwischen den Teilgruppen 1 – F. In der alternativen Interpretation als Varianzkomponentenzerlegung repräsentieren die verschiedenen F-Werte die Teilkomponenten der Gesamtvarianz, d. h. die Anteile der genetischen Diversität, die den einzelnen Hierarchiestufen zugeordnet sind.

Für den Datensatz des *Z. transalpina*-Komplex als Gesamtgenpool ergeben sich folgende Diversitätsgrade in den Allelfrequenzen (Tab.5): Populationsgruppen verschiedener Subspezies innerhalb des *transalpina*-Komplexes unterscheiden sich im Durchschnitt zu 10,3% in ihrer genetischen Zusammensetzung voneinander, während auf einzelne Populationen durchschnittlich 89,7% der gesamten genetischen Variabilität entfallen. Ein Anteil von 21% in der Varianz der Allelfrequenzen zwischen den Semispezies beruht auf den Unterschieden zwischen den sie aufbauenden Populationen, 79% der genetischen Unterschiede speichern die Populationen selbst. Die Differenzierung der Semispezies in verschiedene Subspezies ist für 11,9% Varianz der Allelfrequenzen verantwortlich, die zusätzliche subspezifische Gliederung der Semispezies bringt also einen Zuwachs von 9,1% in der Varianz der Allelfrequenzen, wenn man beliebige Populationen aus verschiedenen Subspezies miteinander vergleicht.

Betrachtet man nun die einzelnen Hierarchieniveaus innerhalb des Superspezies-Komplexes für sich getrennt, d. h. die Population als basale genetische Einheit, das subspezifische Niveau und die Semispezies als höhere, genetisch einheitliche, z.T. reproduktiv abgeschlossene Einheiten, so erkennt man, daß auf die niedrigste Ebene der Hierarchie (Durchschnittspopulation im Vergleich zum Gesamtgenpool = alle Populationen des Superspezies-Komplex) 58,1% der Gesamtvarianz, berechnet als 1 – F = 1 – 0,419 entfällt.

Für die höchste taxonomische Stufe, die Divergenz zwischen den drei Semispezies des Superspezies-Komplex, ergibt sich die Varianz einfach aus dem F-Wert für dieses Differenzierungsniveau, F_{GT} = 0,264, entsprechend 26,4%.

Für die intermediären Differenzierungsniveaus gilt, daß sich die Werte des Anteils der Varianz eines bestimmten Differenzierungsniveaus aus der Differenz des F-Wertes des betrachteten Niveaus und dem F-Wert des in der Hierarchie darüberliegenden Niveaus errechnen lassen. Somit erklärt das subspezifische Niveau im Vergleich zum Genpool der Superspezies weitere 6,7% (≅0,067 = 0,419 – 0,352), die zusätzliche Berücksichtigung einzelner Semispezies im Vergleich zum Superspezies-Komplex einen geringfügig höheren Anteil als das vorhergehende Differenzierungsniveau, das sind 8,8% (≅0,088 = 0,352 – 0,264) der gesamten genetischen Varianz.

Innerhalb des Superspezieskomplexes kann man auf der Grundlage dieser Ergebnisse drei genetisch unterschiedliche Gruppen, die den Komplex aufbauenden Semispezies *Z. transalpina, Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* abgrenzen, da deren Differenzierung etwa 27% der Gesamtdivergenz erklärt. Diese Abgrenzung entspricht der herkömmlichen Taxonomie der *transalpina*-Gruppe. Zusätzliche Kategorien, wie die Anerkennung von Subspezies, tragen nur unwesentlich zur Erklärung der Verteilung der genetischen Variation im Gesamtgenpool bei.

Die Untersuchung einer beliebigen Population des *transalpina*-Komplexes liefert im Durchschnitt ungefähr 60% der gesamten zu erwartenden genetischen Variabilität. Diese Tatsache findet ihre Entsprechung in der Vorstellung, die die Population als potentielle mikroevolutive Einheit (vgl. Timofeeff-Ressovsky et al. 1977) ansieht.

Setzt man nun jeweils das Ausmaß der genetischen Variabilität in Relation zum Genbestand jeder Semispezies für sich, so erhält man für *Z. angelicae* folgende Prozentsätze der Varianz: Auf der Stufe der subspezifischen Differenzierung findet man bei *Z. angelicae* einen Anteil von 11,6% an der genetischen Variabilität zwischen den verschiedenen Populationen einer Subspezies, während 88,4% der genetischen Vielfalt in den Populationen selbst enthalten sind. Die Varianz erhöht sich auf 13,5%, setzt man die Varianzen der Allelfrequenzen der Populationen in Relation zum Gesamtgenpool der Semispezies. Der Übergang in der Hierarchie vom subspezifischen Niveau auf das der Semispezies bringt nur einen Zuwachs an genetischer Varianz von 1,9%; mit anderen Worten bedeutet dieses Ergebnis, daß es aus der Beurteilung der genetischen Variabilität keine Begründung für eine taxonomische Aufsplitterung in verschiedene Subspezies bei *Z. angelicae* gibt, ein Befund, der sich auch noch im Cluster-Phänogramm der Populationstaxonomie auf der Grundlage genetischer Abstände zeigen wird. Darbrowski (1989) konnte mit morphometrischen Untersuchungen an Individuen von *Z. angelicae* aus Teilarealen (südliches Polen) zeigen, daß eine subspezifische Gliederung dieser Populationen auf morphologischer Basis ebenfalls nicht gerechtfertigt ist.

Anders stellen sich dagegen die Verhältnisse bei *Z. hippocrepidis* dar. Einzelne Populationen derselben Subspezies ähneln sich sehr in ihrem genetischen Aufbau. Es entfällt nur ein Anteil von 7,5% der Gesamtvarianz auf Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen, während 92,5% der Variabilität in den Populationen zu finden sind. Betrachtet man die Differenzierung in verschiedene Subspezies bei *Z. hippocrepidis*, so erhält man einen Prozentsatz von 24,9%, welcher den Anteil genetischer Divergenz zwischen verschiedenen Subspezies beschreibt. Die hierarchische Abgrenzung verschiedener Subspezies innerhalb der Semispezies *Z. hippocrepidis* erklärt also weitere 18,8% der Gesamtvariabilität dieser Semispezies und damit etwa den 2,5-fachen Anteil an genetischer Varianz als eine nicht-hierarchische Beschreibung der Divergenz zwischen einzelnen Populationen von *Z. hippocrepidis.* Auch dieses Ergebnis läßt sich ebenso aus dem Phänogramm des Populationsclusters ablesen (s. dort weitere Betrachtungen zur taxonomischen Gliederung); es bildet neben der traditionellen subspezifischen Gliederung (s. Tab.1) die Grundlage für die vorliegende hierarchische F-Statistik.

Eine Detailanalyse der geographischen Variabilität von Populationen der Nominatform *Z. transalpina* mit Allozymen wurde bisher noch nicht systematisch angegangen (vgl. dazu: Hille & Naumann 1992). Es liegen aber bereits ausführliche biometrische Analysen für *Z. transalpina* vor. So konnte Reichl (1962, 1992) mit variationsstatistischen Methoden für verschiedenen Populationsgruppen von *Z. transalpina* in Nord- und Mittelitalien zeigen, daß eine restriktive Handhabung in der Abgrenzung einiger weniger Subspezies auf der Basis morphologischer Merkmale einer quantitativen Bearbeitung durchaus standhält.

Ausmaß des Genflusses

Die Tab.5 und 6 sowie die Abb.21 enthalten alle Daten zu den Schätzwerten der indirekten Genflußmaße, die mit Hilfe der verschiedenen statistischen Methoden ermittelt werden konnten.

Auf die Quantifizierung des Genflusses nach Slatkin's „private-allele"-Methode (s.S. 65 ff) wird hier verzichtet, da einige der in der elektrophoretischen Untersuchungen selten detektierten Elektromorphen wahrscheinlich nichtgenetische Modifizierungen bestimmter Allozymvarianten enthalten, so daß diese Elektromorphen in dem vorliegenden Ansatz aus bekannten Gründen (s.o.) nicht bedenkenlos als „private alleles" interpretiert werden dürfen.

Qualitative Darstellung des Ausmaßes des Genflusses (Slatkin-Darstellung)

Die qualitative Einteilung von Arten in solche mit einer „niedrigen, mittleren oder hohen" Genflußrate zwischen den Populationen läßt sich mit Hilfe der „Slatkin-Darstellung" graphisch veranschaulichen (Abb.21). Im Vergleich zu den Referenzkurven (s. Slatkin 1981) erscheint *Z. angelicae* als eine Semispezies mit einer hohen Genflußrate zwischen ihren Populationen. Diese Befunde decken sich mit den Ergebnissen der Clusteranalyse der genetischen Abstände, der einfachen und hierarchischen F-Statistik und dem Mantel-Test der Populationsstruktur. *Z. hippocrepidis* nimmt in diesem Schema eine mittlere Lage zwischen hoher und mittlerer Genflußrate an. Auch diese Ergebnisse fallen in allen statistischen Analysen ähnlich aus, denn es konnte gezeigt werden, daß *Z. hippocrepidis* zu geographischer Differenzierung neigt, deren Populationen selbst untereinander genetisch kaum divergieren, da zwischen ihnen ein starker nivellierender Genfluß herrscht. Ein ähnliches Resultat erhält man für den gesamten Superspezies-Komplex, der ebenfalls polytypisch in Erscheinung tritt (s. o.).

F-Statistik, das Insel-Modell und Genfluß

Die Schätzwerte des Genflusses, die sich aus den Koeffizienten der genetischen Divergenz F_{ST} ableiten, sind für ein Insel-Modell der Populationsstruktur gültig, bieten jedoch auch für andere Modelle der Populationsstruktur verläßliche Schätzwerte. Die Werte der Tab.5 geben für den *transalpina*-Komplex zu erkennen, daß Populationen derselben Subspezies untereinander einen effektiven Genaustausch von ca. 2,2 Individuen/Generation besitzen. Die durchschnittliche genetische Differenzierung erreicht in den Semispezies

ein Ausmaß, bei dem im Mittel gerade ein Individuum (N_em = 0,94) pro Generation bei Migrationsvorgängen zwischen den Populationen in jeder Semispezies ausgetauscht wird und damit zum Genfluß beiträgt. Der Genaustausch zwischen beliebigen Populationen innerhalb des *transalpina*-Komplexes scheint dagegen unterbrochen (0,5 › N_em = 0,347). Dieser Wert liegt ungefähr im Unschärfebereich dieser Methode; statistische Fehler wie auch andere, d.h. biologische Faktoren außer Genfluß gewinnen an diesem Schwellenwert zunehmend Einfluß auf die exakte Größe des Wertes (s. Porter 1990), so daß in der vorsichtigen Bewertung zumindest von weitgehender reproduktiver Isolation zwischen den verschiedenen Semispezies ausgegangen werden kann.

Ein Vergleich des effektiven Genflusses zwischen Teilgruppen (hier Subspezies und Semispezies) zu der jeweils übergeordneten Einheit (Semispezies und Superspezies) der taxonomischen Hierarchie zeigt, daß trotz Ausbildung verschiedener Subspezies der effektive Genaustausch innerhalb der Semispezies des *Z. transalpina*-Komplexes nur geringfügig abnimmt (N_em = 2,177 › 1,851); es werden ca. 2 Individuen/Generation ausgetauscht, die zum Genfluß zwischen den Populationen beitragen. Die übrigen zwei Schätzwerte für den effektiven Genfluß basieren auf den Gruppenvergleichen der Hierarchieebenen „Subspezies gegenüber Superspezies“ und „Semispezies gegenüber Superspezies“. Da die Datenbasis (= Allelfrequenzen) für die verschiedenen Ebenen der Differenzierung auf einer zunehmenden Zahl gemittelter Einzeldaten der Populationen (Allelfrequenzen) beruht und daher die meisten oder alle der vorkommenden Allele enthält, führt dieser Sachverhalt zu einer scheinbaren Abnahme der Divergenz und zu einer entsprechenden Zunahme des Genflusses. Das scheinbare Paradoxum – der Genfluß zwischen beliebigen Subspezies innerhalb des Superspezies-Komplex als übergeordneter genetischer Einheit sei im Durchschnitt kleiner als der Genfluß zwischen verschiedenen Semispezies (N_em = 0,46 gegenüber N_em = 0,697) – können daher eindeutig als Berechnungsartefakte der Vergleiche zwischen Gruppen auf dieser Hierarchiestufe erkannt werden, zumal auch alle Populationsstichproben aus den unmittelbaren Kontaktzonen in die Mittelwertbildungen einbezogen wurden (s.u.).

Aus diesem Grunde sind die Bewertungen des potentiellen Genflusses an den Kontaktzonen zu beachten, wodurch dieses Problem der Mittelwertbildung durch sukzessive Fallunterscheidungen verdeutlicht werden kann. Am Beispiel der Populationsstichprobe Gambach (GAM) wird gezeigt, wie sehr diese Stichprobe, die ja ein Gemisch aus Individuen von *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* darstellt, das Ergebnis der hierarchischen F-Statistik beeinflußt. Erst die Fortlassung der Stichprobe aus der Berechnung führt zu den erwarteten F- und N_em-Werten, die zu der Feststellung berechtigen, am Main und in ähnlicher Weise im Altmühltal von einer reproduktiven Barriere zwischen den beiden Teilgruppen *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* ausgehen zu können (s. Tabellenspalte „Bewertung“ in Tab.5).

Mittlere genetische Abstände, Migrationsraten und effektive Populationsgrößen

Die Tab.6 enthält die mittleren genetischen Abstände zwischen den verschiedenen Subspezies und den drei Semispezies auf der Basis zusammengefaßter Datensätze.

Aus den genetischen Abständen zwischen den Semispezies lassen sich mit der Beziehungsgleichung 40 maximale Migrationsraten zwischen ihnen bestimmen. Weiterhin kann man durch Division der Schätzwerte von $N_e m$, die sich von F_{ST}-Werten herleiten (s.o.), mit den aus den mittleren genetischen Abständen errechneten maximalen Migrationsraten m_{max} die sogenannten effektiven Populationsgrößen der Semispezies bestimmen, die zu Näherungs- und Vergleichszwecken mit entsprechenden Werten anderer Organismengruppen verwendet werden können (s. Larson et al. 1984; Caccone & Sbordoni 1987).

Die mittleren genetischen Abstände zwischen den Populationen sind sehr gering; sie liegen in der Regel unter dem Wert von 0,005. Dies entspricht allgemein einem Differenzierungsniveau konspezifischer Populationen bei Wirbellosen (vgl. Ayala 1982; Nei 1987) mit verhältnismäßig hohen Genflußraten. Mittlere genetische Abstände zwischen verschiedenen Subspezies innerhalb der Teilzweige sind in Übereinstimmung mit den Daten der F-Statistik qualitativ deutlicher als diejenigen zwischen konspezifischen Populationen. Sie erreichen die Größenordnung von ungefähr 0,1. Durchschnittliche genetische Abstände zwischen Subspezies verschiedener Semispezies sind wesentlich größer, sie zeigen Werte um 0,15 bis 0,22 und reichen damit in den Bereich der Distanzen zwischen Semispezies hinein (s.u.).

Die mittleren genetischen Distanzen zwischen den drei Semispezies bestätigen das Bild (s. Hille 1986), demzufolge sich *Z. transalpina* und *Z. hippocrepidis* genetisch weniger voneinander unterscheiden als jede dieser beiden Semispezies sich von *Z. angelicae* unterscheidet. Die errechneten Migrationsraten zwischen den Teilzweigen reichen an die Größenordnung der Mutationsrate für Codonaustausche von Allozymen ($9{,}98 \times 10^{-7}$) heran. Dieser Befund unterstreicht die relative Bedeutungslosigkeit des Genflusses als homogenisierende Kraft zwischen den Genpools. Die evolutive Entwicklung der Teilzweige vollzieht sich in reproduktiv weitgehend isolierten Genpools, während die Migrationsraten innerhalb jedes Teilzweiges um ungefähr den Faktor 10 höher liegen, und damit den Bereich der in der Natur realisierten bzw. angenommenen innerartlichen Migrationsraten abdecken.

Die effektiven Populationsgrößen in der Größenordnung einiger Hunderttausend Individuen sollen lediglich als genetisch abgeleitete Anhaltspunkte für die tatsächlichen Populationsgrößen gelten. Sie unterstreichen die Freilanderfahrung, daß Populationen des *Z. transalpina*-Komplex in **ausreichend großen Lebensräumen** hohe Populationsstärken aufbauen können. Die Wirkung von Gendrift scheint damit unter normalen Bedingungen sehr eingeschränkt zu sein; allerdings kommt diesem Evolutionsfaktor dennoch eine entscheidende Rolle bei der Differenzierung der Populationen zu, wie auf den Seiten 165 ff noch näher ausgeführt wird.

Genetische Abstände und Clusteranalyse

Das Populationscluster der Nei'schen genetischen Abstände beruht auf den Allelfrequenzen von 29 Genloci und erfüllt deshalb die von Nei (1987) geforderten Minimalvoraussetzungen zur Anwendung der Methode, wenn man aufgrund der Höhe der genetischen Abstände das Divergenzalter der Populationen abschätzen möchte, und die Astlängen des Phänogramms präzise Abbildungen der Divergenz darstellen sollen (Nei 1975). Zur Bestimmung der statistischen Verläßlichkeit der zwischen allen Populationen paarweise berechneten Nei'schen genetischen Abstände gibt Hille (1992) die Distanzwerte selbst, die unter der Annahme konstanter Codonsubstitutionsraten berechneten sog. geschätzten genetischen Distanzen und die mit der Delta-Methode ermittelten Standardabweichungen der Nei'schen genetischen Abstände an.

Die Größenordnung der genetischen Abstände liegt in dem für Wirbellose und besonders für Schmetterlinge (z. B. Pieridae) mit elektrophoretischen Methoden zu erzielenden Differenzierungsbereich, der in der herkömmlichen taxonomischen Einschätzung dem Niveau von Sub- bzw. Biospezies entspricht (vgl. Kimura 1987; Geiger 1988).

Berechnet man die Divergenzzeit aus den mittleren genetischen Abständen zwischen den drei Semispezies (s. Tab.6), unter der Annahme einer gleichmäßig getakteten molekularen Uhr mit einer Mutationsrate von 10^{-6} pro Locus pro Jahr für die untersuchten Enzymloci, so fällt die Auftrennung in drei verschiedene Genpools der Semispezies in die Zeit des Pleistozäns. Die Semispezies *Z. angelicae* muß sich früher von den beiden anderen Semispezies des *transalpina*-Komplexes abgespalten haben, etwa vor 1 Million Jahren, während *Z. transalpina* und *Z. hippocrepidis* ihren gemeinsamen Genpool etwa vor 670 000 Jahren auflösten. Diese Zeitangaben stellen jedoch aus bekannten Gründen – Mutationsrate nur geschätzt, Wirken einer molekularen Uhr fraglich, Einfluß nivellierenden Genflusses auf die genetischen Abstände zwischen Populationen etc. – lediglich Richtwerte für das Entstehungsalter der drei Semispezies dar. Dennoch stützt diese Datierung wiederum die zoogeographische Hypothese eines glazial bedingten allo-parapatrischen Speziationsprozesses im *transalpina*-Komplex.

Populationstaxonomie

Die Umsetzung der genetischen Abstandsmatrix in ein Phänogramm ist sehr gut; der kophänetische Korrelationskoeffizient beträgt 0,917 (Sneath & Sokal 1973, Swofford 1989).

Die basale Trennung in zwei Hauptäste verteilt alle *angelicae*-Populationen auf einen Ast und alle *hippocrepidis*-Populationen auf den anderen Ast (s. Abb.17). Weiterhin lassen sich mehrere Cluster abgrenzen, die herkömmlichen Subspezies-Niveaus entsprechen und deshalb in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle geographisch benachbarte Populationen umfassen.

Vom Hauptast der *hippocrepidis*-Populationen zweigt auf einem Distanzniveau von 0,047 ein Nebenast ab, der wiederum zwei kleinere Cluster – zum einen mit den west- bzw. südwestlichsten *hippocrepidis*-Populationen Dompierre-sur-Mer DOM und Collado de Santigosa CDS und zum anderen mit größerem genetischem Abstand (0,035) von diesen entfernt die beiden untersuchten *transalpina*-Populationen – enthält. Es zeigt sich hier (wie sich schon in einer Untersuchung von *transalpina*- und *hippocrepidis*-Populationen (Hille 1986) andeutete) die relative genetische Ähnlichkeit dieser Semispezies – besonders, wenn man alpine oder mediterrane Populationen betrachtet.

Der feinere Aufbau des Clusters der *hippocrepidis*-Populationsgruppe läßt außerdem ein gemeinsames Cluster aller nordbadischen Populationen der Subspezies *jurassica* erkennen, dem ein gemeinsames Cluster aller Populationen der „*jurassicola*"-Gruppe des Altmühltals von *Z. hippocrepidis* gegenübersteht. Dabei ist besonders auffällig, daß die Stichprobe der Population(en) Gambach GAM in einem Seitenzweig diesen beiden gemeinsamen Clustern der *hippocrepidis*-Populationen angeschlossen ist, und sich derselbe Sachverhalt für die Stichprobe der Population Kinding KIR innerhalb des *hippocrepidis*-Clusters mit einem Anschluß an die Populationen des Altmühltals wiederholt. Es ist hierbei zu beachten, daß beide Populationen an den Nahtstellen des geographischen Kontaktes in diesen Regionen zu den *angelicae*-Populationen liegen. Auf die besonderen Umstände bei der Erhebung dieser Populationsstichproben – insbesondere vom Standort Gambach – wurde schon auf S. 144 ff hingewiesen; weitere Bemerkungen hierzu finden sich auf den Seiten 159 f.

Im Cluster der *angelicae*-Populationen gibt es keine herausragende Unterstruktur, die für Erwägungen i.S. einer Populationstaxonomie verwertbar wäre. Das durchschnittliche Divergenzniveau ist kleiner als bei *Z. hippocrepidis.* Die Populationen der *Z. a. angelicae* aus dem Wiener Becken und den slovakischen Niederen Karpaten fallen zwar zusammen in ein Kleincluster, die übrigen Populationen verteilen sich dagegen ziemlich wahllos auf die einzelnen Zweige des Phänogramms. Jedoch zeigen einige Populationen der Subspezies *rhatisbonensis* der Fränkischen Alb (Parleithen PAR, Lungsdorf LUN, Artelshofen ATH, Pottenstein POT, Haßlach HAS, Velburg VEB, Lauterhofen LAU und Eisenhammer EHA) einen engeren Zusammenhalt im Phänogramm.

Die Erhebung der mainfränkischen Populationen der „forma" *carolimagni* Burgeff, 1965 in den Rang einer Subspezies scheint aufgrund der Allozymbefunde nicht gerechtfertigt. Der Anschluß der Population Seewaldsee SEE aus dem Salzburger Land, die aufgrund ihrer Morphologie dem Areal der Subspezies *angelico-transalpina* mit einem „transalpinoiden Einschlag" angehört, an die mainfränkischen Populationen Mäusberg MÄU und Himmelstadt HIM beruht wahrscheinlich auf konvergenten Allel(frequenz)verteilungen. Auch im Falle der *angelicae*-Populationen gibt es eine Seitenverzweigung zweier Populationen (Kinding KIK und Katzental KAZ), die die Kontaktzone mit den *hippocrepidis*-Populationen im Altmühltal bilden.

An dieser Stelle ist der Hinweis nötig, daß bei Anlegung strenger statistischer Maßstäbe (vgl. Hille & Naumann 1995) nur zwei bis drei der besprochenen Cluster auf dem vorgefundenen Differenzierungsniveau signifikant sind. Es handelt sich um die

– basale Aufspaltung in den *Z. angelicae* – und den *Z. hippocrepidis*-Zweig,

– die signifikante Unterscheidung der beiden *Z. transalpina*-Populationen von den atlantischen bzw. mediterranen *Z. hippocrepidis*-Populationen DOM und CDS, und (mit Abstrichen)

– um die Verzweigungen des kompletten Clusters der bayrischen *hippocrepidis*-Populationen von dem vorhergenannten Cluster

– sowie die Abtrennung der Population SEE von den beiden mainfränkischen *angelicae*-Populationen MAU und HIM (s. Abb.17).

Die Vertrauensbereiche aller anderen Verzweigungsknoten im Phänogramm überlappen die nächstfolgenden Verzweigungen. Da es jedoch bisher in der Literatur zur Populationstaxonomie, die reichlich Gebrauch von der Berechnung genetischer Abstände und ihrer graphischen Umsetzung mit Hilfe von Clusteranalysen macht, allgemein üblich ist, die Cluster der Phänogramme ohne die Berücksichtigung ihrer Signifikanzen für verschiedenste Schlußfolgerungen zu nutzen, soll auch hier nicht ganz auf ihren Informationsgehalt verzichtet werden, zumal die Clusterbildung ja durchaus „vernünftige" Gruppenbildungen erzeugt.

Als Gruppenbildungen sollen anerkannt werden: die Hauptcluster der *angelicae*- und *hippocrepidis*-Populationen, die Cluster der *transalpina*-Populationen und jenes der westlichsten und südlichsten *hippocrepidis*-Populationen DOM und CDS; innerhalb des *hippocrepidis*-Hauptclusters noch die beiden Cluster der Populationsgruppen in Nordbaden und im Altmühltal (Populationsgruppe *„jurassicola"*) der Subspezies *jurassica*.

Multidimensionale Skalierung

Die oben benannten Cluster finden in der Demonstration der Lagebeziehungen der Populationen zueinander bei der Multidimensionalen Skalierung Anwendung. Um vor allem die Beziehungen derjenigen Populationen darzustellen, die in unmittelbarer Nähe zu den Populationen der jeweils anderen Semispezies gelegen sind, ist die nicht-hierarchische Ordnungsmethode der Multidimensionalen Skalierung der Clusteranalyse vorzuziehen. Die Werte der einzelnen „Stress1-Formeln", welche die Güte der Anpassung der Werte der Distanzmatrizen an die Disparitätswerte der in den Iterationen optimierten Euklidischen Abstände angeben, nehmen von der drei- über die zwei- und eindimensionalen Lösungen zu, d. h. die Anpassung wird schlechter (Stress1 = 0,083 in der 3D-Lösung, Stress1 = 0,104 in der 2D-Lösung und Stress1 = 0,210 in der 1D-Lösung). Entsprechend nehmen die Korrelationswerte der linearen Regression zwischen genetischen Distanzwerten und Disparitäten in gleicher Rangfolge ab (R_{SQ} = 0,977, R_{SQ} = 0,970 und R_{SQ} = 0,883). Aus diesem Grunde wird nur auf die Ergebnisse der dreidimensionalen Lösung des Ordnungsproblems zurückgegriffen.

Die Abb.18–20 zeigen die Ergebnisse der dreidimensionalen Konfiguration der räumlichen Beziehungen zwischen den 36 Populationen in der graphischen Präsentation. In Abb.18 ist auf der horizontalen Achse die Dimension 1 vertikal gegen die Dimension 2 aufgetragen. Die Einfassungen der Populationen entsprechen den „anerkannten" Clustern des Phänogramms. Die vertikale Null-Linie trennt alle *angelicae*- von den *hippocrepidis*-Populationen, mit Ausnahme der Stichprobe vom Standort Gambach, welche den nordbadischen *hippocrepidis*-Populationen der Subspezies *jurassica* angenähert ist. Außerdem sind die *angelicae*-Populationen Katzental KAZ und Kinding KIK und die *hippocrepidis*-Population KIR aus dem Altmühltal jeweils aus dem ihnen angestammten Lagebereich geographisch benachbarter Populationen in Richtung auf die gegenüberliegende Populationsansammlung der jeweils anderen Semispezies herausgelöst. Die Lagebeziehungen dieser in mehrfacher Hinsicht kritischen Stichproben (s.o.) könnte leicht zu Fehlinterpretationen führen, wenn nicht auch neben den maßgeblichen Allelfrequenzen dieser Stichproben deren genotypische Verteilungen berücksichtigt worden wären. Die Mittellage kennzeichnet eine Übergangssituation zwischen zwei unterschiedlichen Populationsgruppen. Für die Stichprobe Gambach konnte allerdings gezeigt werden, daß hier eine gemischte Stichprobe zwischen Individuen von *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* die Grundlage für die Berechnung der Allelfrequenzen bildet.

In abgeschwächter Form, stärker für die Stichprobe Kinding KIK (die *angelicae*-Stichprobe) und weniger deutlich in den Stichproben Kinding KIR (die *hippocrepidis*-Stichprobe) und Katzental KAZ beinhalten die Stichproben geringe Individuen-Anteile der jeweils anderen Population vom gleichen Standort. Im Falle der Population Katzental handelt es sich dagegen um in die Population inkorporierte *hippocrepidis*-Allele und damit um einen real meßbaren genetischen Einfluß aufgrund historischer oder rezenter Introgression dieser Fremdallele.

Interessant ist die isolierte Lage der *transalpina*-Populationen, die jedoch engere Lagebeziehungen zu der *hippocrepidis*-Gruppe zeigen als zu *Z. angelicae.* Dazwischen nehmen die Populationen Collado de Santigosa CDS und Dompierre-sur-Mer DOM eine taxonomische wie auch geographische (s. Abb.13) Mittlerfunktion ein. Dieses Ergebnis belegt die elektrophoretisch weniger deutliche Verschiedenheit der *transalpina*-und *hippocrepidis*-Populationen (s.o.: Divergenzalter). Bei der Darstellung der Dimension 1 gegenüber Dimension 3 (Abb.19) erfahren diese relativen Lagebeziehungen nur leichte Variationen. Die Dichotomie in *angelicae*- und in *hippocrepidis*- plus *transalpina*-Populationen bleibt erhalten, ebenso die Lage der Populationen bzw. Stichproben aus den engsten geographischen Kontaktbereichen am Main und an der Altmühl (Stichproben GAM, KIR, KIK und KAZ). Innerhalb der Ansammlung der *angelicae*-Populationen kommt nun jedoch die enge geographische und taxonomische Beziehung der Populationen der Nominatform von *Z. angelicae* (Populationen STE, BUV und TRS) stärker zum Vorschein.

In der Darstellung der Dimension 2 gegen die Dimension 3 aufgetragen (Abb.20) ändert sich das vorhergehende Bild der relativen Lagebeziehungen

und entwirft so eine neue interessante Konfiguration. Zentral liegen nun die *angelicae*-Populationen, mit denen an zwei Stellen bestimmte *hippocrepidis*-Populationen enge Verzahnungen bilden. Dieses Abbild entspricht insofern den tatsächlichen räumlichen Beziehungen in der Natur, als diese Verzahnungen die lokalen Verhältnisse in den beiden Kontaktzonen mit den beteiligten Populationen richtig wiedergeben. Außerdem fällt auf, daß in dieser Darstellung die östlichsten und die west-südwestlichsten Populationen angenähert sind, wohl ein Effekt des gemeinsamen Besitzes seltener Allele bzw. konvergenter Allelfrequenzen. Zu diesem genetischen Phänomen gibt es eine morphologische Entsprechung, die unter dem Begriff „polytopische Populationen" (s. Mayr 1975) geführt wird.

Schließlich zeigen die beiden *transalpina*-Populationen in dieser Abbildung ihre am stärksten isolierte Lage von den übrigen Populationen.

Geographische Variationsanalyse mit Hilfe der räumlichen Autokorrelation

In einer Reihe von Arbeiten haben Sokal und Mitarbeiter (Literaturliste in Sokal & Wartenberg 1981) Argumentations- und Entscheidungshilfen für die Interpretation der Resultate räumlicher Autokorrelationsanalysen beschrieben, die Schlußfolgerungen über den Zusammenhang zwischen Musterbildung und evolutiven Prozessen im Rahmen von Untersuchungen geographischer Differenzierungsmuster und von Analysen zur räumlichen Populationsstruktur von Arten zulassen. Durch die Herstellung des Bezuges zwischen der räumlichen Topographie einzelner Variabler, der sogenannten Variablen-Oberflächen, und den aus ihnen abgeleiteten Profilen räumlicher Muster, den Signaturen der Korrelogramme, erhält man für jedes Vergleichspaar „Variablenoberfläche-Korrelogramm" ein bestimmtes realisiertes Stadium eines räumlichen Strukturmusters der betreffenden Variablen als Antwort auf das Wirken evolutiver Prozesse.

Da es keine eindeutigen Beziehungen zwischen Mustern und zugrundeliegenden Prozessen geben kann (s.o.: Äqui- und Multifinalität), ermöglicht erst die schrittweise kombinierte Betrachtung von Oberfläche und Muster einzelner Variablen und darauf aufbauend der Ähnlichkeiten zwischen Mustern und Oberflächen des gesamten Satzes an Variablen die Plausibilitätsabwägung zwischen konkurrierenden Hypothesen über die wahrscheinliche Beteiligung und die Stärke bestimmter Evolutionsfaktoren am Prozeßgeschehen.

Um die Art und Weise der nachfolgenden Diskussion der Ergebnisse zur geographischen Variationsanalyse im *Z. transalpina*-Komplex verständlich werden zu lassen, soll zunächst auf das von Sokal & Oden (1978b), Sokal & Wartenberg (1981) und Sokal (1983, 1986) entwickelte Argumentationsschema zur Beurteilung der geographischen Differenzierung von Populationen und ihrer Ursachen eingegangen werden.

Demzufolge gibt es wenigstens vier Modellvorstellungen zu den hauptsächlichen Ursachen geographischer Differenzierung:

I. Ein Merkmal differenziert sich entlang eines geographischen Umweltgradienten, der das Merkmal entsprechend der graduellen Variation des Selektionsdruckes beeinflußt. Es entsteht ein regelhaftes Differenzierungsmuster, ein **Klin**.

II. Die Umwelt ist heterogen und durch Bereiche oder Flecken [patches] unterschiedlicher Selektionsbedingungen gekennzeichnet. Innerhalb solcher Flecken werden homogene Selektionswirkungen ausgeübt, aber untereinander unterscheiden sich die verschiedenen Flecken durch variable Selektionsbedingungen. Die Flecken können im Raum zufällig verteilt oder aber selbst regelmäßig angeordnet, z. B. in übergeordneten Regionen zusammengefaßt sein.

Die Erzeugung der unter I. und II. beschriebenen Differenzierungsmuster ist eine Folge von Selektion und damit gerichtet. Stochastische, d. h. von Zufallsprozessen abhängige Differenzierungsprozesse beschreiben vor allem folgende Modelle:

III. Die phänetische bzw. genetische Differenzierung hängt aufgrund zunehmender räumlicher Entfernung zwischen den Populationen und ihrer relativen geographischen Isolation voneinander – begleitet von Fluktuationen der Populationsgröße – in erster Linie vom Faktor Gendrift ab. Diese Vorstellungen unterliegen den klassischen Modellen zur Populationstruktur, dem „Isolation-durch-Entfernung"- und dem „(n)-Insel"-Modell (s.o).

IV. Ein in der Systematik und Zoogeographie traditionell wichtiges Modell erkennt die Ursache für geographische Musterbildung vor allem in historischen Ausbreitungsprozessen unterschiedlicher Art:

1. Der Gründereffekt (s. Mayr 1963) – Dazu schreibt Futuyma (1989): „Die mit kleinen Populationsgrößen zusammenhängenden genetischen Zufälle können während der Kolonisierung wichtig sein. Wenn eine Insel oder ein Flecken eines neu zur Verfügung stehenden, bisher unbesiedelten Habitats durch ein oder einige Individuen kolonisiert wird, stammen alle Gene der entstehenden Population von den wenigen Genen der Gründer und von nachfolgenden Mutationen und Immigranten ab." Es entstehen, je nach Besiedlungsmöglichkeit durch eine oder mehrere in Frage kommende, im Raum verteilte Ausgangspopulationen, und in Abhängigkeit von der Auslöschungs- und Wiederbesiedlungsdynamik von Standorten unterschiedliche, meist voneinander unabhängige Differenzierungsmuster. Kommt es zusätzlich zu gegenseitiger Durchdringung unterschiedlich differenzierter Populationen aufgrund von Migrationsvorgängen, so entstehen sekundäre Merkmalskline.
2. Besiedlungsvorgänge durch rezente Arealerweiterungen von Populationen, die in anderen Differenzierungsräumen gelebt haben (systematische Migration), sind ein häufiger Fall biogeographischer Untersuchungen.
3. Mutationen spielen in diesem Zusammenhang dieselbe Rolle, wie sie sehr geringe Migrationsraten zwischen den Populationen in Bezug auf den Neueintrag von Genen spielen.

Aus diesen prinzipiellen Vorstellungen zum Evolutionsgeschehen ergibt sich eine Reihe von Fallunterscheidungen bei der Formulierung von Hypothesen über mögliche Erklärungen von Differenzierungsmustern. Der Ausschluß bestimmter Fallvarianten, d. h. Unverträglichkeiten bei einer in sich schlüssigen

Interpretation der Beziehungen zwischen kombinierten räumlichen Mustern und Ähnlichkeiten oder Unähnlichkeiten der beeinflußten Variablenoberflächen, reduziert die Zahl wahrscheinlicher Hypothesen über den Evolutionsverlauf.

Im ersten Abschnitt A werden mögliche Schlußfolgerungen diskutiert, die sich aus den verschiedenen Relationen zwischen statistisch gesicherter Homo- oder Heterogenität einzeln betrachteter Variablenwerte im geographischen Raum und dem Vorliegen bzw. Nicht-Vorliegen bestimmter Differenzierungsmuster dieser Variablen ergeben. Im zweiten Abschnitt B wird diese Betrachtung auf eine Vielzahl von Variablen ausgedehnt (multivariabler Ansatz; s.o.).

A. Betrachtet man die Verhältnisse für zunächst **eine Variable**, so folgen daraus vier verschiedene Kombinationsmöglichkeiten:

1. Ein in der Natur seltener Fall liegt vor, wenn die untersuchte Variable an den verschiedenen Lokalitäten keine unterschiedlichen Werte annimmt, so daß keine Differenzierungsmuster entstehen können. Bei einem größeren Untersuchungsgebiet müßte man von einer Situation ausgehen, welche die Panmixie aufgrund hoher Dispersionskapazität der Individuen in und zwischen allen Populationen zuläßt. Dieser einfachsten Erklärung kann man die alternative, jedoch weniger wahrscheinliche Variante eines über das Gesamtareal homogenen Selektionsregimes mit hoher Intensität gegenüberstellen, unter dem stochastische Differenzierungen durch Drift in den meist individuenreichen Populationen verhindert werden.

2. Der Fall homogener Merkmalsverteilung und sie begleitender Musterbildung ist nur theoretisch möglich, in empirischen Arbeiten ist er meist ein statistischer Artefakt.

3. Die mit Abstand häufigsten Fälle ergeben heterogene Verteilungen der Merkmalswerte und signifikante räumliche Muster. Diese Situation ist vereinbar mit folgenden alternativen Hypothesen zur Entstehung der Variationsmuster:

   a) Migration (mit oder ohne Diffusion von Allelen) verursacht eine Ähnlichkeit benachbarter Populationen, während entferntere Populationen sich stärker voneinander unterscheiden.

   b) Besiedlung durch Gründerindividuen von einer nahen Quelle ergibt eine phänetische und genetische Ähnlichkeit der beteiligten Populationen dieser Lokalitäten. In gleicher Weise wirkt sich ein andauernder Zuzug aus derselben Nachbarpopulation aus.

   c) Die Selektion selbst zeigt ein räumliches Muster (Umweltgradient, Flecken), das sich in dem Muster des selektierten Merkmals widerspiegelt. Voraussetzung zum Aufdecken solcher homogener Bereiche gerichteter Selektion ist es, daß der Durchmesser dieser Areale kleiner ist als der Abstand zwischen den Lokalitäten, bzw. daß bei größeren, voneinander durch unterschiedliche Selektionskräfte gekennzeichneten Flecken jeweils mehrere Populationen aus verschiedenen Flecken miteinander verglichen werden.

4. Das Vorliegen eindeutiger statistischer Variation ohne erkennbare Muster ist typisch für Zufallsprozesse und läßt mindestens drei Modelle denkbar erscheinen:
   a) Bei geringem Genfluß und schwacher Selektion bestimmt Gendrift die Höhe der Merkmalsausprägungen; mit zunehmender Entfernung zwischen den Populationen werden die Realisationen der Variablen an den Standorten zusehends unabhängiger („Isolation-durch-Entfernung").
   b) Dasselbe räumliche Muster entwickelt sich in einem System von Metapopulationen, deren Dynamik durch die Extinktions-und Rekolonisierungswahrscheinlichkeit der Standorte durch beliebige Quellpopulationen in einem (n)-Insel-Modell zu beschreiben ist (s. Seitz 1990).
   c) Schließlich kann ein räumlich unstrukturiertes, heterogenes Selektionsregime in weitgehend ungeordnet verteilten Flecken die Ausprägung von erkennbaren Mustern unmöglich machen, wenn der räumliche Maßstab bei der Stichprobennahme aus den betroffenen Populationen der Habitatinseln dem kleinräumigen Muster unterschiedlicher Selektion nicht angepaßt ist. In einem solchen Fall ist der mittlere Durchmesser der unterschiedlichen Habitatflecken kleiner als der durchschnittliche Abstand zwischen den untersuchten Standorten. Als Beispiele für ein großes Reservoir unterschiedlichster, lokal sehr begrenzt wirkender Selektionsbedingungen in Habitatinseln kann man die Hochgebirge anführen.

Aus dem Vorstehenden wird deutlich, daß bereits das Studium einer Variablen und des zugehörigen Musters die Zahl möglicher Alternativen zur evolutiven Entstehung eines geographischen Musters drastisch auf nicht mehr als zwei Möglichkeiten einschränkt. Die Absicherung der Schlußfolgerungen und die Abwägung zwischen ungefähr gleichwahrscheinlichen Entstehungsursachen bei komplizierten und kombinierten Differenzierungsmustern wird aber erst bei der **gleichzeitigen Betrachtung aller untersuchten Variablen und Muster** möglich.

B. Wenn verschiedene Variable an den Lokalitäten statistisch heterogen sind und entsprechende räumliche Muster signifikant sind, richtet man sein Augenmerk auf die kombinierten Beziehungen zwischen diesen Variablen-Oberflächen und ihren Korrelogrammen. Dieser multivariable Ansatz resultiert wieder in vier Fallunterscheidungen, d. h. die verschiedenen Variablen-Oberflächen sind untereinander ähnlich oder unähnlich und die korrespondierenden Korrelogramme haben ähnliche Signaturen oder nicht (s. Sokal & Jacques 1991). Generell gilt, daß unkorrelierte Oberflächen auf Unterschiede zwischen den räumlichen Prozessen oder die sie beeinflussenen Faktoren hinweisen; diese erzeugen deshalb in der Regel unähnliche räumliche Muster. Dagegen besitzen unkorrelierte Variablenoberflächen dann ähnliche Korrelogramme, wenn die räumlichen Prozesse selbst autokorreliert sind, z. B. bei Migrationsereignissen oder wenn verschiedene Umweltfaktoren, die unterschiedliche Merkmale beeinflussen, d. h. demselben räumlichen Muster unterliegen.

1. Ähnliche Oberflächen und ähnliche Korrelogramme

   In einem Diffusionsmodell durch Migration (s.o.) erwartet man wegen des „Packungseffektes [packaging effect: Sokal 1984]" eine hohe absolute Korrelation zwischen vielen einzelnen Variablen (hier Allelfrequenzen einzelner Allele), für die das sogenannte „Allelfrequenz-Differential (Sokal et al. 1989)" – die Differenz zwischen den Allelfrequenzen der ansässigen und der zuwandernden Population – groß genug ist ($\approx \geq 0{,}4$; Sokal & Wartenberg 1983).

   Mit dem sogenannten „Packungseffekt" wird die Tatsache umschrieben, daß bei Wanderungen bestimmter Individuen immer der komplette Allelbestand, gewissermaßen in Form „individueller Genpool-Einheiten", als prozentualer Anteil aller Allelfrequenzen der Population in die neue Population übertragen wird. Deshalb ist bei der räumlichen Untersuchung der Allelfrequenz einer Variablen davon auszugehen, daß andere Allelfrequenz-Variablen ihr parallele Oberflächen aufweisen sollten, sofern ein Migrationseffekt als wahrscheinlich gilt. Einige Migrationswellen hinterlassen dabei bei bestimmten Variablen keine erkennbaren Spuren, da das Allelfrequenz-Differential bei Einwanderung zu klein für eine deutliche Musterbildung sein kann. Man kann jedoch festhalten, daß ein Migrationsprozeß einen substantiellen Anteil parallel verlaufender Allelfrequenz-Oberflächen zeigt, begleitet von einer ausgeprägten Musterbildung, d. h. Erzeugung sehr ähnlicher Korrelogramme.

   Erfolgen Zuwanderungen gleichzeitig oder nacheinander aus unterschiedlichen Richtungen, so entstehen **verschiedenartige** Raummuster, die denen analog sind, welche als Muster von durch Selektion beeinflußter Oberflächen beschreibbar sind (s.a. B,3.).

2. Die Kombination von eng korrelierenden ähnlichen Variablen-Oberflächen mit unähnlichen Korrelogrammen ist mathematisch unmöglich.

3. Unähnliche Oberflächen und korrespondierende unähnliche Korrelogramme

   Verschiedene Merkmale unterliegen meist auch unterschiedlichen Selektionsdrücken, die z. B. von Umweltfaktoren wie Temperatur, Feuchtigkeit, Tageslänge etc. ausgehen. Merkmalsgradienten der gleichen Orientierung entstehen im Normalfall ebenso wie lokale nicht-klinale Adaptationen immer nur für einzelne wenige Variablen, die auf denselben Selektionsfaktor ansprechen. Aus diesem Grunde kann man nur für einige Variablen aus einem umfangreichen Satz von mehreren Variablen, die in einem bestimmten geographischen Raum an verschiedenen Lokalitäten untersucht werden, Ähnlichkeiten in den Oberflächenreliefs als Antwort auf die Selektion erwarten. Die übrigen Merkmale folgen anderen Raummustern. Infolgedessen indiziert ein Muster, welches aus bestimmten, aber wenigen kleinen Clustern von Oberflächen besteht und von korrespondierenden Korrelogrammclustern nachgezeichnet wird, das Wirken **eines** selektiven Trends. Andere Cluster zeigen andere Selektionswirkungen an. Diese Trends können gerichtet ausfallen (Merkmalskline) oder andere Muster im Raum zeigen (geord-

nete oder ungeordnete, mehr oder weniger große, homogene und heterogene Flecken).

Da sich die strukturbildenden Anteile der Evolutionsprozesse „Migration aus unterschiedlichen Richtungen" und „gerichtete Selektion" sehr ähneln, und es wahrscheinlich ist, daß sie in einem Raumausschnitt auch gemeinsam wirken können (z.B. in sekundärem geographischen Kontakt), ist es nicht möglich, beide Prozeßkomponenten in der Analyse vollständig zu trennen. Es ist daher eine Abwägung zwischen den Alternativen Migration und Selektion zu treffen, indem zusätzliche biologische Information über die untersuchten Populationen genutzt wird und der Bewertung der Relation zwischen dem Ausmaß der Korrelation der Variablen und der Ähnlichkeit der räumlichen Muster zur Seite gestellt wird.

Eine eigene Kategorie von Ursachen für Korrelationen und gleichartige Musterbildungen von Variablen liegt in der genetischen oder entwicklungsbiologischen Natur dieser Merkmale selbst begründet. Viele morphometrische Variablen zeigen parallele Muster, da sie entwicklungsphysiologisch aufgrund innerer systemabhängiger Zwänge zusammenhängen. Auch zeigen viele Gene korrelierende Muster, da ihre freie Rekombination wegen ihrer Zugehörigkeit zu Kopplungsgruppen [genetic linkage] eingeschränkt ist. Jedoch gilt für Allozymuntersuchungen in der Hauptsache, daß sie von unabhängig anzusehenden Genloci codiert werden, d. h. nicht gekoppelt sind.

4. Unähnliche Oberflächen, begleitet von ähnlichen Korrelogrammen

   Ein einheitlicher „Isolation-durch-Entfernung"-Prozeß erzeugt außerhalb des Radius der genetischen Nachbarschaft, in einem geographischen Abstand vom Betrag der „Varianz des Eltern-Nachkommen-Dispersals σ^2" einander unabhängige Werte der Allelfrequenzen der verschiedenen Variablen. Deshalb sind die Allelfrequenz-Oberflächen unkorreliert, die Korrelogramme dagegen ähnlich (positive Autokorrelation innerhalb der genetischen Nachbarschaft, nicht-signifikante Autokorrelationskoeffizienten nahe Null außerhalb dieses Radius).

Räumliche Autokorrelationsanalyse der Semispezies im *Z. transalpina*-Komplex

Räumliche Autokorrelationsanalyse der Populationsstruktur von *Z. angelicae*

Folgende Kernaussagen zu den Ergebnissen der geographischen Variationsanalyse erlauben Schlußfolgerungen über die Populationsstruktur der Semispezies *Z. angelicae* und die sie beeinflussenden evolutiven Kräfte:

1) Es gibt eine signifikante Heterogenität fast aller Allelfrequenzen der getesteten Allozymloci an den Untersuchungsorten.
2) Von insgesamt 28 Variablen (= Allelfrequenzen) zeigen 12 signifikante Korrelogramme (räumliche Muster).

3) Klinale Muster sind nicht sehr deutlich ausgeprägt.
4) Trotzdem nimmt die genetische Ähnlichkeit der Populationen mit zunehmender Entfernung zwischen ihnen signifikant ab.
5) Die Allelfrequenzen verschiedener Allele an den einzelnen Standorten sind nicht (mit Ausnahme der Allele Mpi-a und Mpi-b) miteinander korreliert.
6) Die räumlichen Muster sind untereinander sehr unterschiedlich; jedoch gibt es vier einzelne Korrelogrammpaare, wovon jedes Einzelpaar zwei ähnliche Allelfrequenzmuster vereint.

Die fehlende Korrelation zwischen den Allelfrequenz-Oberflächen läßt das Wirken starker systematischer Evolutionskräfte bei der Erzeugung der Muster als unwahrscheinlich erscheinen. Darunter sind einheitlich orientierte Migrationswellen und gleichgerichtete Selektionsdrücke, die mehrere Merkmale gemeinsam erfassen, zu zählen; dagegen ist die Beteiligung stochastischer Elemente im Zusammenspiel der Evolutionsprozesse unübersehbar.

Die Ausbildung von vier verschiedenen Korrelogrammpaaren und weiteren vier voneinander unabhängigen Mustern spricht für die Alternative zwischen mehrfacher unterschiedlicher Anpassung oder mehreren kleineren Migrationsereignissen mit nachfolgenden Diffusionsvorgängen.

Die Variablen müßten bei der ersten der beiden Möglichkeiten von ebenso vielen Umweltfaktoren wie der Zahl der von ihnen erzeugten Mustertypen beeinflußt werden, wobei die Umwelt als heterogen einzustufen ist und ihre Variation selbst einer komplizierten räumlichen Autokorrelation unterworfen sein muß, die keine korrelierenden Variablen-Oberflächen entstehen läßt. Diese Hypothese ist aus mehreren Gründen unwahrscheinlich: Viele empirischer Arbeiten, die sich mit dem Zusammenhang zwischen Umweltheterogenität und Enzympolymorphismen befassen, bleiben den direkten Nachweis aktiver starker Selektionswirkung auf die Masse der Allozymvarianten schuldig (nicht zuletzt auch weil der experimentelle Nachweis außerordentlich große methodische Schwierigkeiten bereitet).

Es konnte meist lediglich gezeigt werden, daß die Allelfrequenzen von bestimmten Allozymen in Populationen wahrscheinlich indirekt, z. B. über genetisches „Trittbrettfahren [hitchhiking; s. Futuyma 1990]“ mit gekoppelten, der Selektion ausgesetzten, unbekannten Loci im Austauschungleichgewicht mit diesen untersuchten Allozymloci aktiv stabilisiert werden. In wenigen Fällen konnten direkte adaptive Vorteile bestimmter Allozyme als wahrscheinliche Ursache für ihre Frequenzstabilisierung bzw. -erhöhung in Populationen verantwortlich gemacht werden (s. Beispiele in: Koehn et al. 1983).

Unter dieser Annahme muß man im vorliegenden Fall mindestens achtfach unterschiedlich starke, disruptive Selektionsdrücke fordern, die zum einen die differierenden räumlichen Einzelmuster, vor allem aber die auffallend parallelen räumlichen Effekte auf die vier verschiedenen Variablenpaare hervorgebracht haben oder aber denselben räumlichen Autokorrelationsmustern unterworfen sein müßten. Dagegen spricht, daß trotz der Besiedlung einer Vielzahl geeigneter Habitate durch die Tiere keine signifikanten Unterschiede in den jeweiligen Heterozygotiegraden nachweisbar sind, für die eini-

ge Autoren (s. Seitz 1989) unter bestimmten Prämissen einen mittelbaren Zusammenhang mit der Umweltheterogenität annehmen; die Heterozygotie-Werte der untersuchten *Z. angelicae*-Populationen der verschiedenen Standorte sind nicht signifikant verschieden, und die Heterozygotie zwischen den Lokalitäten ist nicht räumlich autokorreliert.

Es gibt auch keine augenfälligen erkennbaren Anzeichen für unterschiedliche Selektionsbedingungen etwa entlang von Ökotonen o.ä. in den verschiedenen Habitattypen. Die Allelverteilungen und die Heterozygotie müßten gerade in den Fällen von Mikrosympatrie (Begriff s. Smith 1956) von *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* in Gambach, Mainfranken und in Kinding, Altmühl – in denen beide Populationen demnach ähnlichen Selektionsbedingungen ausgesetzt wären (vgl. Manly 1985) – deutliche Assoziationen zwischen beiden Populationen zeigen, was nicht der Fall ist. Schließlich hält Sokal (1986) es aufgrund seiner Erfahrungen mit Studien über Enzym- und Blutgruppen-Differenzierungsmuster für unwahrscheinlich, „daß grundsätzlich verschiedene biochemische Polymorphismen sich in der gleichen Art an einen einzelnen Faktor anpassen und somit korrelierte Muster hervorbringen. Aus diesem Grund kann man die Ähnlichkeiten von Genfrequenzmustern und die entsprechenden Ähnlichkeiten ihrer Korrelogramme als Migrations- und Diffusionsprozesse erklären, anstatt sie als Anpassung einiger Loci an einen gemeinsamen Umweltfaktor zu deuten."

Die sparsamere Erklärung für die räumlichen Muster liegt deshalb in der Annahme von verschiedenen kleineren Migrationsereignissen verschiedener Intensitäten und Richtungen aus etlichen Ausgangspopulationen unter Beteiligung von Gendrift und im vorliegenden Fall auch von Selektion.

Die freilandökologischen und populationsbiologischen Befunde stehen eher im Einklang mit dieser Hypothese. Die Entstehung und räumliche Verteilung der Steppen-, Trockenrasen- und Kalkmagerrasengebiete in Mitteleuropa unterliegen einer wechselvollen Geschichte in Abhängigkeit von den jeweiligen extensiven Nutzungsformen an trocken-warmen, kalkgründigen Standorten seit dem Entstehen der Kulturlandschaft im Mesolithikum ca. 5000 v. Chr. (Malicky 1979; Projektgruppe Halbtrockenrasen, Univ./GSH Paderborn/Höxter 1991). Durch ihre Bindung an Kalkmagerrasen, die in der modernen Kulturlandschaft nur noch eine inselartige Verbreitung mit teilweise sehr kleinen Populationen besitzen, welche zudem noch starke Dichteschwankungen zeigen können (s. Naumann et al. 1987), sind die geographische Substrukturierung der Populationen einerseits und die Angriffsflächen für Zufallsdrift andererseits bereits vorgegeben.

Eine Bestätigung der verschiedenen evolutiven Wirkungen dieser Flächenisolate auf die genetische Konstitution der Populationen findet man in den Resultaten zu den populationsgenetischen Untersuchungen (vgl. Hille & Naumann 1992). Im Kräftefeld zwischen dem Einfluß kohäsiven Genflusses und zufälliger Differenzierung durch Gendrift bei geographischer Substrukturierung innerhalb von *Z. angelicae* (s. Tab.5: Hierarchieebene „Population – Semispezies") entfällt auf die genetische Varianz zwischen diesen Populationen ein F_{ST}-Wert von 0,135, was einem mäßigen Genfluß entspricht ($N_e m$ Austausch von 1-2 Individuen pro Generation zwischen den Populationen).

Weil der Einfluß stochastischer Differenzierung ausschließlich in der Formierung einander unabhängiger Allelfrequenzverteilungen im Raum außerhalb des Einflußbereiches genetischer „Nachbarschaften" (bei *Z. angelicae* ≥ 41km) besteht, ist die Größe von F_{ST} erwartungsgerecht; jedoch sollten sich unter diesen Bedingungen (bei unkorrelierten Oberflächen) die Korrelogramme einander ähneln. Die Ausprägung mehrerer verschiedener Korrelogramme und Korrelogrammpaare spricht dagegen für eine deutliche Überlagerung der Zufallskräfte durch einzelne gerichtete Prozesse.

Nach dem Ausschluß der Erklärungsvariante hinsichtlich möglicher Einflüsse verschiedener Umweltfaktoren, bleibt als wahrscheinliche Ursache für die räumlichen Muster die kombinierte Wirkung wiederholter Ausbreitungstendenzen in wenige, wechselnde Richtungen denkbar. Die sich anschließend ausbildenden Diffusionsgradienten der Allelfrequenzen (vgl. Profilverlauf der Korrelogrammtypen) hängen direkt vom Gefälle der Unterschiede zwischen den Allelfrequenzen der einwandernden und der ansässigen Populationen ab.

Betrachtet man unter diesem Gesichtspunkt die betreffenden Allelfrequenz-Oberflächen von *Z. angelicae* genauer – sie umfassen die *angelicae*-Nebenallele Pgm-c (s. Abb.52) und Mdh2-c, und die Hauptallele Acon1-b und Hk-c, so kommen vor allem die zwar geringen, für die Autokorrelationsanalyse jedoch statistisch relevanten Unterschiede zwischen den mittleren Allelfrequenzen an der nord-westlichen Arealgrenze in Mainfranken gegenüber denen in der Fränkischen Alb zum Tragen. Für jedes der vier Allele läßt sich außerdem eine sehr schwache Spur von Gendiffusion über die reproduktive Barriere der parapatrischen Kontaktzone in das Areal von *Z. hippocrepidis* verfolgen. Vom Standpunkt der Besiedlungsgeschichte aus deutet die Topographie der Allelfrequenzen dieser Allele darauf hin, daß die Populationen in der unterfränkischen Trias den östlichen Populationen aus der Fränkischen Alb, dem Wiener Becken und den Kleinen Karpaten in der Westslowakei stärker ähneln als denen im Einzugsbereich des Donau-Urstromtals (Altmühlalb), auf die der genetische Einfluß der benachbarten „*jurassicola*"-Populationen von *Z. hippocrepidis* spürbar ist. Wie weiter unten ausgeführt wird, müssen in unmittelbarer Nähe zur Kontaktzone zwischen *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* auch starke Selektionskräfte für die Erzeugung paralleler Muster und Korrelogramme verantwortlich gemacht werden.

Die Informationen der beiden anderen Korrelogrammcluster sind von geringerem Wert. Die Ähnlichkeiten der Korrelogramme von Hk-a und Gpt-e (s.Abb.28) beruhen auf kleinen, nicht signifikanten Autokorrelationskoeffizienten in den ersten drei Entfernungsklassen (vgl. Hille 1992: Tab. B.5.b). Ein Blick auf die entsprechenden Allelfrequenz-Oberflächen verrät eine sich über große Flächen erstreckende gleiche mittlere Höhe der Frequenzen der Allele Hk-a und Gpt-e (r = 0,543, vgl. Hille 1992: Tab. B.6.a). Zufällige positive und negative Abweichungen vom Mittelwert in einzelnen lokalen Populationen sind häufig, und nur Populationen an der Peripherie haben statistisch gesicherte niedrigere Allelfrequenzen. Die Zufallsschwankungen heben sich bei der Berechnung der Autokorrelation im Mittel auf und verhindern die Bildung eines klaren räumlichen Musters.

Die parallelen Korrelogramme der Allele Mpi-a und Mpi-b (Abb.29) entstehen in erster Linie durch ihre weitgehende Abhängigkeit voneinander – die Allelfrequenzen an einem Locus addieren sich zu eins –, da das dritte Allel c am Locus Mpi ungefähr gleich häufig wie das Allel Mpi-b ist. Auch in diesem Falle ist das räumliche Muster schwer zu interpretieren, da die Allelfrequenz-Oberflächen großen stochastischen Störungen unterworfen sind, und die Korrelogrammsignatur einen ungewöhnlichen, komplizierten Verlauf nimmt, der keine Aussage über die zugrundeliegenden Evolutionsprozesse zuläßt. Bei der Interpretation der „Allele" von Mpi ist immer auch die Möglichkeit zu beachten, daß auch konformere Allozymbanden auftreten (s. Diskussion auf S. 144).

Zusätzlich zu den Erkenntnissen aus der F-Statistik belegt die Autokorrelationsanalyse der *Z. angelicae*-Populationen das deutliche Zufallselement bei der genetischen Differenzierung. Mit hoher Wahrscheinlichkeit kann behauptet werden, daß die Semispezies *Z. angelicae* der Dynamik der Habitatstandorte, deren Entstehen und Verschwinden im zeitlichen Verlauf der anthropogen beeinflußten Umgestaltungen der mitteleuropäischen Landschaft mosaikartig vonstatten geht, in ihrer demographischen und genetischen Reaktion in Form von teilisolierten Populationen weitgehend gefolgt sind und noch folgen.

Mit Hilfe der Autokorrelationsanalyse kann ein mehr oder weniger homogener geographischer Ausschnitt mit einer radialen Ausdehnung, ausgehend von einer Kernzone mit Radius 41 km bis zu Randbereichen zwischen 121-171 km innerhalb der Gesamtpopulation abgegrenzt werden, in dem sich das Wechselspiel von der Migration zwischen Teilpopulationen und der Extinktion derselben abspielt. Im populationsgenetischen Zusammenhang könnte man den Kernbereich dieses Raumausschnittes als „genetische Nachbarschaft" interpretieren, in dem die Lokalpopulationen eine hohe genetische Ähnlichkeit (= Verwandtschaft) aufweisen.

Den Gesamtausschnitt eines solchen Systems lokaler Teilpopulationen könnte man im populationsökologischen Kontext als Metapopulation auffassen. Als Metapopulationen bezeichnet man solche Populationen, die als Folge räumlicher Heterogenität in einzelne Teilpopulationen zerfallen (s. Levins 1970; Boorman & Levitt 1973). Zwischen ihnen existieren genetische Interaktionen durch Genfluß (= Migration) zwischen den lokalen Populationen und gleichzeitig (im populationsökologischen Zusammenhang) eine dynamische Austauschrate in der Verfügbarkeit geeigneter Lebensräume. Dabei entwickeln sich stärker isolierte Populationen unabhängig voneinander und unterscheiden sich wegen des zunehmenden Einflusses der Gendrift – angetrieben durch Dichtefluktuationen – in ihrer genetischen Zusammensetzung entsprechend der Zeit ihrer relativen Eigenentwicklung.

Die Mantel-Regression (s.u.) ergibt für die populationsgenetische Struktur von *Z. angelicae* eine sehr gute Anpassung an ein „Isolation-durch-Entfernung"-Modell in einer in einzelne Lokalpopulationen gegliederte Gesamtpopulation. Der Raumwiderstand gegen kohäsiven Genfluß übt eine Distanzwirkung aus, welche der Zahl der zu „überspringenden" Nachbarlokalitäten bei der kürzesten Verbindung zweier entfernter Populationen im Gabriel-Netzwerk gleichkommt.

Diese Ergebnisse des Mantel-Tests stehen in scheinbarem Widerspruch zu den univariaten Ergebnissen der Autokorrelationsanalyse. Während die Autokorrelation für die *Z. transalpina*-Populationen für alle Allele mit signifikanten Korrelogrammen eine deutliche Ähnlichkeit der Allelfrequenzen in einem Flächenausschnitt von 24 km anzeigt, besteht keine Assoziation zwischen den genetischen Abständen und der Entfernung der nächsten Nachbarpopulationen. Um dieses Ergebnis zu erklären, muß man sich folgendes vergegenwärtigen: Die populationsgenetische Größe „genetischer Abstand" bündelt die Unterschiede mehrerer Variablen (Allelfrequenzen) auf einen Wert, den genetischen Distanzwert. Dieser wird interpretiert als Divergenzmaß zwischen Genpools, für die eine getrennte evolutive Entwicklung angenommen wird. Dieser Gesichtspunkt, daß die Genpools eine eigene evolutive Geschichte durchlaufen haben, läßt das Ergebnis des Mantel-Tests einleuchtend erscheinen. Die zufallsabhängigen Unterschiede in bestimmten Allelfrequenz-Verteilungen im geographischen Raum, wofür z. B. demographische und populationsgenetische Faktoren und äußere, anthropogen verursachte Einflüsse auf die Populationen in erster Linie verantwortlich sind, unterliegen vornehmlich diesen rezenten Störgrößen, während der genetische Abstand stärker historisch bedingte Unterschiede (Arealveränderungen, Aufbau von Isolationsmechanismen, geographische Differenzierung etc.) abbildet.

Insofern eignen sich genetische Abstände besser dazu, historisch gewachsene Einflüsse auf die Populationsstruktur zu zeigen. Im Falle der Populationen des *Z. transalpina*-Komplexes läßt sich mit dem Mantel-Test eindrucksvoll zeigen, daß die realen Verhältnisse in der Natur durch das Populations-Modell „Isolation-durch-Entfernung in Populationen mit Demstruktur" sehr gut angenähert werden können, da die Populationen des *transalpina*-Komplexes in der Landschaft punktuell geographische Subpopulationen in Abhängigkeit von der Verfügbarkeit geeigneter Lebensräume ausbilden.

Am meisten ähneln die Prozeßabläufe, die die räumliche Populationsstruktur von *Z. angelicae* beeinflussen, denjenigen, welche für die Arten *Drosophila buzzatii* (Drosophilidae, Diptera) im Osten Australiens (Sokal et al. 1987) und *Cepaea nemoralis* (Pulmonata, Mollusca) in den Pyrenäen (Caugant et al. 1982) mit Hilfe der Autokorrelationsanalyse untersucht wurden. Im Rahmen anthropologischer Erforschung der Entstehung räumlich genetischer Muster beim Menschen verweise ich im gleichen Zusammenhang auf die Studien südamerikanischer Indianerdörfer der Yanomani (Sokal et al. 1986) und der dörflichen Struktur der Bewohner von Bougainville, der größten Insel der melanesischen Salomonen-Gruppe (Sokal & Friedländer 1982).

Allen diesen Beispielen ist mit gewissen, vom jeweiligen Beispiel abhängigen Eigentümlichkeiten gemein, daß es sich sowohl bei den Tierpopulationen als auch bei den menschlichen Bevölkerungen um geographisch deutlich strukturierte Teilpopulationen mit begrenzten Migrationsradien, räumlich und zeitlich zufälligen Besiedlungsereignissen und stochastischen Schwankungen der Populationsdichten unter dem Einfluß relativ homogener Umweltbedingungen handelt, in denen die Zufallskräfte im Zusammenspiel der prozeßbestimmenden Parameter die Oberhand behalten.

Räumliche Autokorrelationsanalyse der Populationsstruktur von *Z. hippocrepidis*

Im Vergleich zu den Resultaten der Autokorrelationsanalyse bei *Z. angelicae* lassen sich folgende Fakten über die Populationsstruktur von *Z. hippocrepidis* herausstellen:

1) Die Verschiedenheit der einzelnen Allelfrequenzen an den untersuchten Standorten ist statistisch gesichert.
2) Von insgesamt 25 Allelfrequenzen zeigen 14 Oberflächen räumliche Muster.
3) Das Vorherrschen klinaler Korrelogrammverläufe in den ersten Entfernungsklassen ist auffallend.
4) Im deutlichen Kontrast zu *Z. angelicae* besteht eine gute Korrespondenz zwischen den Clustern ähnlicher, d. h. korrelierter Allelfrequenz-Oberflächen und den ihnen assoziierten Clustern ähnlicher Korrelogramme.
5) Neben diesen Korrelogrammclustern gibt es weitere Korrelogrammtypen, die sich von den übrigen unterscheiden.

Im Unterschied zu den Ergebnissen bei *Z. angelicae* fällt hier auf, daß es eine weitaus größere Übereinstimmung zwischen Oberflächen-Ähnlichkeiten und den entsprechenden Korrelogrammclustern gibt. Dieser Befund favorisiert die Hypothese, die gestaltbildenden Prozesse der räumlichen Differenzierungen hauptsächlich unter der Wirkung gerichteter Evolutionskräfte, nämlich starke Selektion oder richtungskonstante Migrations- und Diffusionswellen, zu interpretieren. Diese Interpretation ist nur zum Teil richtig.

Bei der Autokorrelationsanalyse der Populationsstruktur von *Z. hippocrepidis* ist zu beachten, daß es stark ausgeprägte regionale genetische Differenzierungen im Sinne einer polytypischen Gliederung gibt, die sich in allen Fällen mit der konventionellen Populations-Systematik auf Subspeziesniveau deckt. Beispielsweise setzt sich die gesamte innerartliche Differenzierung von ca. 25% zwischen den Populationen (entsprechend ca. 75% Variabilität innerhalb einzelner Populationen) von *Z. hippocrepidis* zu nur etwa 7,5% aus der Variabilität der zu einzelnen Subspezies gehörenden Populationen und mit ca. 19% aus der Divergenz zwischen diesen Subspezies zusammen. Zu beachten ist bei diesen Angaben, daß sich die Prozentzahlen hier nicht genau aufaddieren, da den Berechnungen auf den unterschiedlichen Differenzierungsniveaus unterschiedliche Stichprobenzahlen zugrundeliegen (s. Tab.5).

Analog zu diesen Ergebnissen erhält man für die mittleren genetischen Abstände der Populationen, die einzelnen Subspezies-Niveaus zugeordnet sind, nur sehr kleine Werte zwischen 0 und 0,008 gegenüber mittleren Abständen, beispielsweise von etwa 0,042 zwischen den Genpools der „Main"- und „Altmühl"-Populationen der Subspezies *Z. hippocrepidis jurassica* und 0,138 zwischen *Z. hippocrepidis* ssp. *centropyrenaea* und den *„jurassicola"*-Populationen der Altmühlalb. Diese Regionalisierung der Varianz beeinflußt die Autokorrelationsanalyse in ähnlicher Weise, wie sie Archie et al. (1985) für verschiedene „Jahrgangsklassen [broods]" der 13- bzw. 17-jährigen Cicaden der Gattung *Magicicada* für „östliche, zentrale und westliche" Gebiete in den östlichen Vereinigten Staaten aufgedeckt haben.

Würde man im vorliegenden Fall – was allerdings in der Untersuchung nicht unternommen wurde – jeweils den regionalen Mittelwert z_i der betreffenden Allelfrequenzen von den einzelnen Allelfrequenzwerten der lokalen Standorte dieser Regionen subtrahieren, so würde man mit hoher Wahrscheinlichkeit zumindest in einigen Fällen, z. B. bei Pgi-f, Acon2-f und Gpt-e (s. Abb.35), den „klinalen Trend" in den Korrelogrammen beseitigen können. Diese Trendbereinigung könnte vor allem für die Areale der Subspezies *jurassica* und der *„jurassicola"*-Populationen lohnenswert sein, da die meisten Populationspaarungen in den Entfernungsklassen von 21-163 km, in denen die Autokorrelationskoeffizienten monoton abnehmen, auf Populationen dieser Subspezies entfallen. Damit wäre der klinale Verlauf der Korrelogramme des Clusters 1 (s. Abb.35) kennzeichnend für die regionalen Muster (hier verschiedene Populationsgruppen innerhalb einer Subspezies).

Da die Annahme homogener Selektion auf verschiedene Allozymsysteme bereits aus den oben erörterten Gründen äußerst unwahrscheinlich ist, bleiben nur noch umfangreiche Gendiffusionsprozesse als mögliche Ursachen zu diskutieren. Leider liegt entsprechendes Untersuchungsmaterial aus dem Gebiet westlich des Altmühltales, wo *hippocrepidis*-Populationen der Schwäbischen Alb lokal noch mit Resten der sympatrischen *Z. angelicae elegans* vorkommen sollen, nicht vor, so daß keine weiteren Aussagen z. B. über die Herkunft der nur im Altmühltal häufiger vorkommenden Allele Pgi-d und Acon2-f gemacht werden können. Allerdings sprechen die klinalen Korrelogramme zusammen mit ihren korrespondierenden, signifikanten negativen Korrelationen der Allelfrequenz-Oberflächen der Allele Acon2-f mit Acon2-b (r=–0,713) sowie Acon2-b mit Hk-c (r=–0,728) und Pgi-d (r=–0,631), die gegenläufige, klinale Frequenzänderungen anzeigen (vgl. Hille 1992: Tab. B.6.c), ohne Zweifel für einen gegenseitigen Durchdringungsprozeß von unterschiedlich differenzierten Populationen. Diese und andere problematische Allelfrequenzverteilungen im Bereich des *Z. transalpina*-Superspezieskomplexes können erst mit einer größeren Zahl Populationsstichproben aus den angesprochenen Gebieten abschließend geklärt werden.

Das Korrelogrammcluster 2, das aus den Korrelogrammen Mdh1-b, Pgi-f und Gpt-e besteht (Abb.35), läßt durch seinen Verlauf in den ersten beiden Entfernungsklassen bis 139 km bereits die klinale Variation dieser Allele über die Grenzen der geographischen Kontaktbereiche der beiden Semispezies hinweg erahnen, die erst später bei der Besprechung der gerichteten Autokorrelationsanalyse im *transalpina*-Komplex gezeigt wird. Weitere klare Allelfrequenzgradienten zeigen die Allele Pgm-g, Mpi-b und Acon1-b, von denen sich die Kline Pgm-g und Acon1-b auch bei *Z. angelicae* ssp. *rhatisbonensis*-Populationen jenseits der reproduktiven Barriere auf der Achse Mainfranken/Altmühltal fortsetzen. Aufgrund dieser Befunde läßt sich für die Populationsstruktur von *Z. hippocrepidis* festhalten, daß sie in stärkerem Maße von großräumigen geographischen Genaustauschvorgängen geprägt ist als die *Z. angelicae*-Populationen, was – vom Blickpunkt historischer biogeographischer Ereignisse aus gesehen – entweder bedeuten kann, daß *hippocrepidis*-Populationen ein vorher von *angelicae*-Populationen besiedeltes Areal durch Einwanderung genetisch überprägt haben (ein mögliches Argument in Hinblick auf die reliktäre Existenz von *Z. angelicae elegans* auf der Schwäbi-

schen Alb), oder aber, daß die westliche Altmühlalb und angrenzende Gebiete die historischen Hauptschauplätze der gegenseitigen Hybridisierung gewesen sind (vgl. Hille & Naumann 1992: Allelfrequenzverteilungen von Pgm-g und Hk-c).

Dies ist umso erstaunlicher, als die Subspezies *Z. angelicae rhatisbonensis* traditionell wegen der morphologischen Befunde als Mischprodukt zwischen autochtonen *Z. angelicae*- und eingewanderten und hybridisierenden *Z. hippocrepidis*-Populationen angesehen wird, womit die geographische Lage der historischen Intergradierungszonen unter dem morphologischen Gesichtspunkt östlich der rezenten Kontaktzonen anzusiedeln wäre. Zweifelsohne reicht der fremde genetische Einfluß bis in den Raum um Regensburg und die Fränkische Alb hinein, jedoch hat sich die rezent wirksame reproduktive Barriere viel weiter westlich, im mittleren bis westlichen Altmühltal und am Main bei Karlstadt aufgebaut.

Die übrigen unklaren sowie nicht signifikanten Korrelogramme lassen sich weitestgehend in ähnlicher Weise interpretieren wie bei den *Z. angelicae*-Populationen; die Muster unterliegen stochastischen Kräften. Unterstützung erfährt diese Interpretation zusätzlich von den Ergebnissen der Mantel-Regression, mit der (wie schon bei *Z. angelicae*; s.o.) eine gute Übereinstimmung der genetischen Divergenz zwischen Populationen mit ihrer geographischen Luftlinienentfernung gezeigt wird; ebenso erweist der Test, daß solch ein „Isolation-durch-Entfernung"-Prozeß auch in Populationen mit räumlicher Gliederung in lokale Teilpopulationen wirksam ist, und aus einfachen zweidimensionalen „Trittstein"-Modellen durch die Steigerung der im Verbreitungsnetz übersprungenen Nachbarpopulationen abzuleiten ist.

Gerichtete Autokorrelationsanalyse im *Z. transalpina*-Komplex und abschließende Bewertungen der geographischen Kontaktzonen in Mainfranken und auf der Altmühlalb

Bereits bei der getrennten Betrachtung der räumlichen Muster innerhalb der beiden Semispezies *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* ist in mehreren Fällen die klinale Variation bestimmter Allele offensichtlich. So zeigen die Allele Acon1-b, Acon2-b, Pgm-g und Mdh1-b in beiden Teilarealen für sich betrachtet monoton abnehmende Korrelogramme in den ersten Entfernungsklassen. Aber erst durch die zweidimensionale Autokorrelationsanalyse innerhalb des gesamten *Z. transalpina*-Komplexes wird das Ausmaß gerichteter Variationsmuster, vor allem auch über die geographischen Kontaktzonen hinweg, deutlich.

Durch die Anwendung der räumlichen Autokorrelationsanalyse ist die vollständige Beschreibung der geographischen genetischen Differenzierung innerhalb des *transalpina*-Komplexes mit allen ihren realisierten Erscheinungsformen der Regionalisierung auf verschiedenen Hierarchieebenen (sub- und semispezifisches Niveau) und des graduellen Überganges (in den sekundären Kontaktzonen) zugänglich.

Gegenüber den bereits diskutierten populationsgenetischen Verfahren besteht der entscheidende Vorteil dieser Methode darin, die Richtung klinaler Variation oder abrupter Allelfrequenzänderungen in ihrer räumlichen Orien-

tierung zu ermitteln. Diese Möglichkeit soll zum Anlaß genommen werden, eine vorläufige Wertung der geographischen Kontaktzone vorzunehmen, indem in einer Bestandsaufnahme ihre Erscheinungsform mit theoretischen Eigenschaften und empirischen Befunden bekannter Kontaktzonen verglichen wird.

Eine Reihe von Tatsachen spricht für die Vermutung, daß es sich bei den beiden untersuchten Abschnitten entlang der geographischen Kontaktfront zwischen *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* um sogenannte sekundäre oder parapatrische Hybridzonen handelt, die sich aus einer Balance zwischen Dispersion (= Genfluß) und Selektion gegen Hybride (d. h. Hybridunterlegenheit wegen genetischer Inkompatibilität) ergibt: Nach einer Definition von Key (1981) sind Hybridzonen geographisch eng begrenzte Gebiete, in denen genetisch unterschiedliche Populationen einer Art oder auch einer Superspezies in Kontakt kommen, wobei die Individuen der beteiligten Populationen reproduktive Beziehungen eingehen und in denen Hybride erzeugt werden.

Folgende Indizien sprechen für die Existenz solcher Hybridzonen im *Z. transalpina*-Komplex:

1) Mit Hilfe der enzymelektrophoretischen Methoden konnte gezeigt werden, daß es hybridogene Heterozygotenkombinationen zwischen diagnostischen Allelen beider Semispezies gibt. Als Hybride gelten nicht nur alle Individuen, die aus einer Hybridisierung zwischen Tieren der „reinen" Elternpopulationen hervorgehen, sondern alle zusätzlichen Kreuzungskombinationen der beiden Ausgangsarten wie Tiere aus Kreuzungen der F1-Generation und die jeweiligen F1-Rückkreuzungen mit den Eltern (s. Mossakowski 1990). Angesichts überlappender Allelfrequenzverteilungen und dem weitgehenden Fehlen von Marker-Allelen, d. h. in den Elternarten alternativ fixierter Allele wie z. B. die Allele des Genlocus 6Pgd, ist es schwierig, mit konventionellen Methoden der Klassifizierung (z. B. Diskriminanz- oder Hauptkomponentenanalyse) den genauen Anteil der Hybridisation in den betroffenen Populationen zu ermitteln, denn die verfügbaren elektrophoretischen Daten zu diesen para- bzw. mikrosympatrischen Populationen zeigen zumindest ein erkennbares Ausmaß überlappender Allelfrequenzverteilungen.

   Die vorläufige Klassifizierung in verschiedene Genotypenklassen reiner und hybridogener Individuen erbrachte keine Anteile von F1-Hybriden in der Stichprobe Gambach, d. h. dort überlappen die Genotypen-Verteilungen weit weniger, als dies bei einem großen Hybridisierungsausmaß zu erwarten wäre (s. Tab.10).

   Freilandökologische Daten können ebenfalls sinnvoll zur Beurteilung der Möglichkeit zur Hybridisierung herangezogen werden. Die in den Jahren 1991/92 durchgeführten Fang-Wiederfang-Versuche (Methoden: s. Gall 1985) zum Dispersionsverhalten und zur Populationsentwicklung der Populationen in den Kontaktzonen erbrachten Aufschluß über die Flugzeitseparierung der Semispezies (Böhmer 1995). An dieser Stelle möge der Hinweis genügen, daß es im NSG „Grainberg-Kalbenstein" in Gambach, Mainfranken und „An der Sonnenleite" in Kinding, Altmühltal jeweils zweigipfelige Flugperioden von morphologisch gut differenzierten Popula-

tionen mit einem mehr oder weniger deutlichen zeitlichen Zwischenabschnitt zwischen den Gipfeln gibt, in denen die eindeutige morphologische Bestimmung der Tiere aufgrund phänotypisch-morphologischer Merkmale außerordentlich schwer fällt bzw. nicht mehr möglich ist.

Z. angelicae ssp. *rhatisbonensis* wurde im Jahre 1991 als früher fliegende Population, etwa vom 18.7. bis 13.8. in Gambach auf der Teilfläche „Gregor-Kraus-Park" des NSG „Grainberg-Kalbenstein" angetroffen, und wurde ab dem 7.8. bis etwa Anfang September von der nachfolgenden *Z. hippocrepidis jurassica*-Population abgelöst. In Kinding erschien etwa von Mitte Juli bis 10. August die dortige *Z. angelicae*-Population, welcher die *„jurassicola"*-Population von *Z. hippocrepidis* ab dem 24. Juli bis Ende August folgte. Etwa zeitgleich mit geringem zeitlichen Vorlauf und einer ausgedehnteren Gesamtspanne der Flugzeit fliegen an benachbarten Standorten der genannten Kontaktzonen – sich gegenseitig offensichtlich ausschließend – entweder nur *Z. angelicae*-Populationen oder *Z. hippocrepidis*-Populationen (vgl. Verteilung der Fundorte in Abb.15 und 16). Diese wahrscheinlich genetisch determinierten Kennzeichen einer reproduktiven Merkmalsverschiebung [reproductive character displacement; s. Butlin 1989) kann man als Voraussetzung für die ökologische Koexistenz in Sympatrie werten (s.u.).

2) Unter dem makrogeographischen Gesichtspunkt weitgehend vikariierender Areale der drei Teilzweige des *Z. transalpina*-Komplexes (vgl. Naumann et al. 1984) liegt die Hypothese nahe, die Kontaktzonen als Folge von postglazialen Arealerweiterungen **sekundären Ursprungs** anzusehen. In der Tat werden in den meisten derartigen Fällen (vor allem bei Kontaktzonen in den gemäßigten Breiten) geographische Gründe, hier in der Regel die einmalige bzw. wiederholte Separation einheitlicher Populationsgruppen in eiszeitliche bzw. zwischeneiszeitliche Refugien mit nachfolgenden Arealexpansionen angeführt, um rezente Verbreitungsmuster mit Speziationsvorgängen in Verbindung zu bringen.

   Die Hybridzonen werden überwiegend unter dem Aspekt allo-parapatrischer Artbildung betrachtet (s. Endler 1977): Allo-parapatrische Speziation bezeichnet zwei Evolutionsabschnitte, die die betroffenen Populationen in unterschiedlichen Räumen durchlaufen. Die genetische Divergenz wird in der geographischen Separation, gewissermaßen in Allopatrie erworben, und kann im Zustand geographischen Kontaktes, in Parapatrie zur reproduktiven Isolation ausgebaut werden, oder zu klinaler Variation zurückfinden, je nachdem, ob sich der Differenzierungsgrad als ausreichend für eine vollständigen Arttrennung bei sekundärem Kontakt erweist.

3) Die Tatsache mehrfacher Arealverschiebungen kann angesichts der reliktären, z.T. sympatrischen Verbreitungsinseln einer Semispezies im Areal einer anderen – Beispiele sind *Z. angelicae* ssp. *elegans* auf der Schwäbischen Alb (s.o.), *Z. hippocrepidis* ssp. *jurassica* in Thüringen und *Z. angelicae* ssp. *ternovanensis* in Slovenien (vgl. Hille 1986) – als gesichert angesehen werden. Außerdem unterstreichen im vorliegenden Fall die zahlreichen, lokal auf die Kontaktzonen beschränkten, seltenen und Allele mit

geringen Frequenzen (Pgi-d, Got1-a und Idh1-b im Areal der *„jurassicola“*-Populationen von *Z. hippocrepidis* im Altmühltal und der Allele Pgi-e, Pgm-c, Pgm-e, Hk-a, Mpi-a, Acon2-c, Idh1-c und Mdh2-c im Areal von *Z. angelicae* ssp. *rhatisbonensis*) die Sichtweise, mehrfache postglaziale Arealkontraktions- und -expansionszyklen anzunehmen. Solche, durch Mutationen entstandene Allele werden sich gerade wegen der populationsbiologischen Dynamik an der Expansionsfront geographischer Kontaktzonen am ehesten etablieren können und werden dort meist infolge dieser wiederholten Ausbreitungsereignisse zusammengefaßt (s. Hewitt 1989). Für einige dieser Allele (Pgm-c, Acon2-c und Mdh2-c) konnte darüberhinaus mit Hilfe der gerichteten Autokorrelation ein Gendiffusionsgradient über die Kontaktzonen hinweg nachgewiesen werden. Allerdings kann diese Interpretation, und dies gilt vor allem für die *„jurassicola“*-Populationen von *Z. hippocrepidis*, nur solange Bestand haben, wie nicht im Zuge weiterer Untersuchungen in diesem Areal dieselben Allele in höherer Frequenz gefunden werden (s.o.).

4) Im Zusammenhang mit diesem Befund stehen weitere Eigenschaften der Kontaktzonen, die eine begriffliche Verfeinerung der parapatrischen Hybridzonen zu sogenannten „Spannungszonen“ ([tension zones]; Begriff s. Key 1968; Barton & Hewitt 1985) rechtfertigen. In Spannungszonen liegen genodynamische Gleichgewichts- und Übergangszustände zwischen verschiedenen „koadaptierten genetischen Systemen“ vor, denen keine ökologischen Übergangssituationen zugrunde liegen müssen. Dabei wird eine verminderte Fitness der Hybriden angenommen, die sich entweder aus Heterozygotennachteilen an einzelnen fitness-relevanten Loci ergibt oder durch innere (entwicklungsmechanisch bedingte) Disharmonien rekombinierter Hybridgenome erzeugt wird (Hewitt 1988).

   a) Mit der Autokorrelationsanalyse konnte das Vorliegen von Umweltgradienten, welche zur Entstehung von Hybridzonen beitragen, mit hoher Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden. Die freilandökologischen Untersuchungen lassen ebenfalls deutliche Differenzierungen in der Nutzung der Umwelt durch die Semispezies vermissen. So wurden an allen Standorten die entsprechenden Larvenfutterpflanzen – *Coronilla varia* in großen Beständen und *Hippocrepis comosa* flächendeckend – vorgefunden. Das Blütenangebot wurde je nach Blühaspekt violetter Blüten ohne Unterschiede zwischen den Semispezies nach der Häufigkeit ihres Vorkommens genutzt. Der als Lebensraum geeignete Anteil an der Gesamtfläche der Standorte, an denen beide Semispezies mikrosympatrisch auftreten, wurde bis auf eine Ausnahme am Standort NSG „Grainberg-Kalbenstein“ in Gambach, Mainfranken (s. Abb.15), von den Individuen beider Semispezies ohne erkennbare Mikrohabitatpräferenzen besiedelt.

   b) Das Zusammenfallen, die Koinzidenz der Stufenkline von diagnostischen Allelen und Markerallelen für *Z. angelicae* (Pgi-c, Mdh2-a, Acon1-b, Idh1-d, Me-b und 6Pgd-c) und *Z. hippocrepidis* (Pgi-f, Mdh2-d, Acon1-c, Acon2-f, Idh1-a, Me-a und 6Pgd-b) mit unterschiedlicher Steilheit, wobei die Kline nicht-konkordant sind, ist das wichtigste Kennzeichen für Spannungszonen. Die Begriffe Koinzidenz [coinciden-

ce] und Konkordanz [concordance] verwendet Hewitt (1989) in der Weise, daß ersterer die übereinstimmende Position von Stufenklinen in Hybridzonen beschreibt, und letzterer ausdrückt, daß die Weite w σ^2/s der Hybridzone für alle Kline gleich ist. Diese Kline nehmen den typischen sigmoidalen Verlauf im Zentrum der Kontaktzonen, der an den Rändern zunehmend von diesem Ideal abweicht, eine Folge der schon mehrfach beschriebenen Einflüsse genetischer Drift auf die Populationsstrukturen der Semispezies.

Im vorliegenden Fall erstrecken sich die Spannungszonen über eine zentrale Breite von ca. 2 bis 13 km; Fremdallele sind jedoch noch bis zu einer Entfernung von ca. 35 km vom Zentrum der Kontaktzonen auf beiden Seiten zu finden. Das Phänomen der Koinzidenz läßt sich, wie bereits oben genauer ausgeführt, auch allein vor dem biogeographischen Hintergrund chorologischer Veränderungen als einfache Akkumulation von in der geographischen Separation erworbenen Differenzierungen werten; die Aufrechterhaltung der Kontaktzone muß aber über die beschriebenen Mechanismen geleistet werden. Die einheitliche Position der Stufenkline spricht für eine hohe Gesamtintensität der Selektion auf diesen Satz von Genloci (bzw. auf diejenigen Loci, mit denen diese Loci mit diagnostischen Allelen verbunden sind), zumal der Genfluß verhältnismäßig hohe Werte in den Semispezies erreicht (s.S. 153 ff und 156 ff).

Da die Selektionswerte einzelner Loci normalerweise verhältnismäßig klein sind, wie z. B. für die Kontaktzonen der Rot- und Gelbbauchunken *Bombina bombina* und *B. variegata* gezeigt werden konnte (Barton & Szymura 1989), müssen positive epistatische Wechselwirkungen für Fitness zwischen einzelnen Loci innerhalb der Semispezies gefordert werden (Hewitt 1989). Der kontinuierliche Fluß von elterlichen Allelkombinationen in das Zentrum der Spannungszone hinein führt zu einer Auflösung „koadaptierter Genkomplexe" in den Genotypen der Hybriden aufgrund von Rekombination und Segregation (Barton & Hewitt 1989). Unter diesen Bedingungen entsteht wegen der besagten Mischung genetisch unterschiedlicher Populationen zwangsläufig ein dauerhaftes Kopplungsungleichgewicht in den Spannungszonen, das auf Dauer erhalten bleiben kann, da jedes einzelne Allel mit anderen seines eigenen „elterlichen" Genbestandes assoziiert ist und daher insgesamt korrelierte Sätze von mehreren Genloci vorliegen.

Für die Stabilisierung der Stufenkline der quasi-neutralen Allozymloci im Zentrum der Spannungszonen bedeutet dies, daß die Selektionsdrücke auf diesen Satz selektionsrelevanter Loci stärker sein müssen als die sie aufhebenden Wirkungen der Rekombinations- und Spaltungsvorgänge. Dabei werden vermutlich einzelne Allozymloci durch „Hitch-hiking"-Effekte (s.o.) indirekt von der Selektion erfaßt werden. Demzufolge können Kopplungsungleichgewichte Schätzwerte für die Gendiffusionsrate abgeben (s. Barton 1982); Hybridzonen wirken als Barrieren gegen Genaustausch, da diffundierende Gene nicht nur von einer auf die andere Seite der Kontaktzone gelangen, sondern auch in die jeweils andere genetische Umgebung rekombinieren müssen – ein

Vorgang, dem aufgrund der angeführten Gründe (durch Kopplungsungleichgewichte induzierte starke Selektion, daher Hybridenunterlegenheit) ein starker Widerstand entgegengesetzt wird (s. Barton & Clark 1990).

Der Begriff „Kopplungsungleichgewicht" ist in diesem Zusammenhang besonders verwirrend, da Assoziationen zwischen Allelen verschiedener Loci in Spannungszonen gerade auch ohne Kopplung zwischen Genloci (= benachbarte Lage auf demselben Chromosomen) häufig sind. Auch im vorliegenden Fall scheinen die Allozymloci nicht gekoppelt zu sein; entsprechende Tests wurden von Pieper (mdl. Mitteilung) mit umfangreichem Zuchtmaterial an *Z. trifolii* (einer Art aus der engsten phylogenetischen Nachbarschaft von *Z. transalpina*) durchgeführt. In der Tat zeigen erste Analysen von Multilocuskopplungsungleichgewichten bei *Z. angelicae* und *Z. hippocrepidis* am Main und an der Altmühl generell im Mittel hohe Werte R des standardisierten Kopplungsungleichgewichts in den Populationen – ein Befund, der im Widerspruch zur Theorie steht (Hille & Naumann 1994).

Allerdings schwanken die individuell berechneten gametischen Kopplungsungleichgewichte D der Populationen stark in Abhängigkeit von den jeweiligen Allelfrequenzen. Eine möglicher Grund für die erstaunlich hohen Kopplungsungleichgewichte dürfte wiederum in einer Subpopulationsstruktur innerhalb der Populationen zu suchen sein, deren Vorliegen sich aufgrund der Berechnungsgrundlage (Hardy-Weinberg-Gleichgewicht vorausgesetzt!) über die Maßen stark auf die Resultate auswirken dürfte.

Ungeachtet dieser aus populationsgenetischen Erwägungen starken Barriere gegen Genaustausch zeigen die mit der Autokorrelationsanalyse aufgedeckten flachen Kline geringer Steilheit z. B. der Allele Pgm-g, Hk-b, Mdh1-b oder Got1-b, daß eine mehr oder weniger ungehinderte Introgression, d. h. neutrale oder schwach selektierte Diffusion, über die Kontaktzonen hinweg gleichfalls möglich ist. Diese aus der Theorie der Hybridzonen zu fordernden Bedingungen sind ebenfalls, wie bereits ausgeführt, im *Z. transalpina*-Komplex erfüllt. Allerdings muß man sich diese Introgression über größere Entfernungen als historisches Ergebnis weiträumiger Arealverschiebungen vorstellen, da neutrale Diffusion in Abhängigkeit von den in der Regel kleinen Dispersionsraten zu lange Zeiträume in Anspruch nehmen würde, derart weitläufige Merkmalsgradienten aufzubauen (vgl. Barton & Hewitt 1989).

Der Begriff „Introgression" wird hier im populationsgenetisch weiter gefaßten Sinne gegenseitiger Gendiffusion zwischen genetisch divergenten Populationen verwendet. Er bezieht sich hier ausdrücklich nicht auf den sekundären Einbruch bereits bestehender Isolationsmechanismen, wie der ursprünglich von Anderson (1949) geprägte Begriff in der von Mayr (1967) formulierten Definition verstanden wird, die bestimmte Vorstellungen über Artbildungsmodi (allopatrische und sympatrische Hybridisierung) impliziert (vgl. Mayr 1975).

5) Spannungszonen können ihre Lage verändern; ihr Zentrum liegt meist an der Stelle der geringsten Populationsdichte einer der beteiligten Populationen. Dies liegt daran, daß mehr „homozygote", reine Individuen der einen Population sich in das Areal der anderen ausbreiten und somit die wahrscheinliche Produktion von Hybriden verringert wird, so daß sich die Nahtstelle der Hybridzone langsam in diesen Bereich geringerer Populationsstärke verschiebt. Dabei können natürliche geographische Hindernisse die genaue Lage der Grenze in analoger Weise beeinflussen, da diese Hindernisse den Zustrom von Individuen (Hewitt 1988) in gleicher Weise behindern.

   Diese Eigenschaften von Spannungszonen könnten die anderenfalls unerklärliche kleinräumige Lage des Hybridisierungskontaktes am Standort NSG „Grainberg-Kalbenstein" in Gambach, Mainfranken erklären (s. Abb.15). Die dortige, mit *Z. angelicae rhatisbonensis* hybridisierende *Z. hippocrepidis jurassica*-Population befindet sich, abgeschnitten vom eigenen Rezentareal – die nächste Population Retzbach von *Z. hippocrepidis* befindet sich 12,6 km entfernt – inmitten des Areals von *Z. angelicae*, was erst durch die vorliegende Untersuchung bekannt wurde. Bei ungefähr gleich großem Ausbreitungsvermögen der beiden Semispezies bleibt nur ein anderer historischer Verlauf der Arealgrenzen als Grund für diese lokale Besonderheit zu vermuten. Dabei mögen die Arealverschiebungen von Fluktuationen in den Populationsdichten der beiden Semispezies, die in gleichen Jahren sowohl eine parallele wie auch eine für das angeführte Argument ausschlaggebende, gegenläufige Entwicklung nehmen können (Reichl, mdl. Mittlg.), begleitet gewesen sein. Die aktuellen genetischen und freilandökologischen Befunde unterstreichen uneingeschränkt diese potentielle Populationsdynamik.

6) Auf Möglichkeiten weiterer Schritte auf dem Weg der Artbildung im *Z. transalpina*-Komplex hat bereits Hille (1986) hingewiesen. Dem dort angeführten, als Erklärungsmodell für Speziationsprozesse in vergleichbaren evolutiven Szenarien meist favorisierten, populären Modell der Perfektionierung prägamer Isolationsmechanismen durch „verstärkende Selektion [reinforcement]" wird heute jedoch meist kritisch begegnet (vgl. Butlin 1987, 1989; Hewitt 1989; Sanderson 1989).

Eine Detailanalyse der Kontaktzonen soll mit erweiterten Daten durchgeführt werden, die ausschließlich in unmittelbarer Nähe der Zentren der Kontaktzonen erhoben werden. Die Analyse soll bestimmende charakteristische Merkmale und Eigenschaften einer Kontaktzone, wie etwa ihre Position und raumzeitliche Stabilität, die Steigung, sowie räumliche Koinzidenz ihrer Kline verschiedener Loci, ihre Breite und die Frage nach der Stärke der Selektion gegen wieviele Loci u.a. behandeln (vgl. dazu die exemplarischen Arbeiten zur Kontaktzone zwischen Rot- und Gelbbauchunken von Szymura & Barton 1986, 1991).

LITERATUR

Ågterberg, F. P. (1974): Geomathematics: Mathematical Background and Geo-Science. – Amsterdam, London, N.Y.: Elsevier Scientific Publ. Comp.

Alberti, B. (1956a): Zur Artrechtfrage von *Zygaena transalpina* Esp., *angelicae* O. und *elegans* Bgff. – Dtsch. ent. Z. N.F. 3:91–96.

– (1956b): Zur Frage der Bastardierung zwischen *Zygaena angelicae* O. und *transalpina* Esp. – Z. Wien. ent. Ges. 41:231–239.

– (1958): Des problèmes dans le groupe de *Zygaena transalpina* Esp. – Bull. soc. ent. Mulhouse: 1-9.

Albrecht, J., & U. Letschert (1985): „Kalktriften Willebadessen" – ein schutzwürdiger Halbtrockenrasen im oberen Weserbergland. – 27. Bericht des Naturwissenschaftlichen Vereins Bielefeld: 27–42.

Anderson, E. (1949): Introgressive hybridization. – New York: Wiley.

Archie, J. W. (1985): Statistical analysis of heterozygosity data: Independent sample comparisons. – Evolution 39:623–637.

Archie, J. W., C. Simon, & D. Wartenberg (1985): Geographical patterns and population structure in periodical cicadas based on spatial analysis of allozyme frequencies. – Evolution 39:1261–1274.

Ayala, F. J. (1982): Population and evolutionary genetics. – Menlo Park, California: Benjamin Publ. Comp.

– (1983): Enzymes as Taxonomic Characters. – In: G. S. Oxford & D. Rollinson (eds.) Systematic Ass. Spec. Vol. No. 24. Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance. – Academic Press: London, New York.

Ayala, F. J., J. R. Powell, M. L. Tracey, C. A. Mourao & S. Pérez-Salas (1972): Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. IV. Genetic variation in natural populations of *Drosophila willistoni*. – Genetics 70:113–139.

Barbujani, G. (1991): What do Languages tell us about Human Microevolution? – Trends in Ecology & Evolution 6:151–156.

Barton, N. H. (1982): The structure of the hybrid zone in *Uroderma bilatorum*. – Evolution 36:863–866.

Barton, N. H., & B. D. Bengtsson (1986): The barrier to genetic exchange between hybridising populations. – Heredity 57:357-377.

Barton, N. H., & A. Clark (1990): Population Structure and Processes in Evolution. – In: K. Wöhrmann & S. K. Jain (Eds.): Population Biology. Ecological and Evolutionary Viewpoints. Berlin: Springer.

Barton, N. H., & G. M. Hewitt (1985): Analysis of Hybrid Zones. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 16:113–148.

– & – (1989): Adaptation, speciation and hybrid zones. – Nature 341:497–503.

Barton, N. H., & M. Slatkin (1986): A Quasi-equilibrium theory of the distribution of rare alleles in a subdivided population. – Heredity 56:409–415.

Bird, J., B. Riska & R. R. Sokal (1981): Geographic variation in variability of *Pemphigus populicaulis*. – Syst. Zool. 30:58–70.

Bishop, J. A., & L. M. Cook (1981): Genetic consequences of man-made change. – London: Academic Press.

Black, W. C., & E. S. Krafsur (1985): A FORTRAN program for analysis of genotypic frequencies and description of the breeding structure of populations. – Theor. Appl. Genetics 70:484–490.

Böhme, W. (1978): Das Kühnelt'sche Prinzip der regionalen Stenökie und seine Bedeutung für das Subspezies-Problem: ein theoretischer Ansatz. – Z. zool. Syst. Evolut.forsch. 16:256–266.

Böhmer, T. (1995): Untersuchungen zur Populationsentwicklung, Nachbarschaftsgröße und zur Dispersion ausgewählter Populationen des *Zygaena transalpina*-Superspezies-Komplexes (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae). – Zool. Jb. Ökol. Syst., Jena (vorauss. 1995)

Boor, C. de (1979): A practical guide to splines (Mein Lieblingsbuch !!!). – Berlin, New York: Springer.

Boorman, S. A., & P. R. Levitt (1973): Group selection on the boundary of a stable population. – Theor. Popul. Biol. 4:85–128.

Borsa, P., M. Zainuri & B. Delay (1991): Heterozygote deficiency and population structure in the bivalve *Ruditapes decussatus*. – Heredity 66:1–8.

Brewer, G. J. (1970): An Introduction to Isozyme techniques. – New York, London: Academic Press.

Brown, A. H. D. (1970): The estimation of Wright's fixation index from genotypic frequencies. – Genetica 41:399–406.

Brussard, P. F., P. R. Ehrlich, D. P. Murphy, B. A. Wilcox & J. Wright (1985): Genetic distance and the taxonomy of checkerspot butterflies (Nymphalidae: Nymphalinae). – Kansas Ent. Soc. J. 58:403–412.

Burgeff, H. (1913): Eine neue Zygaenenart des deutschen Jura: *Zygaena elegans* n.sp. – Mitt. Münchner Ent. Ges. 4. (11, 12):81–88.

– (1965): Über die Bestimmung systematischer Einheiten durch morphologische und physiologische Merkmale dargestellt an der Gattung *Zygaena F.* – Nachr. Acad. Wiss. Göttingen II. math.-phys. Klasse 14:187–205.

Butlin, R.K. (1987a): Speciation by reinforcement. – Trends in Ecology and Evolution 2:8–13.

– (1987b): Species, Speciation and Reinforcement. – Amer. Nat. 130:461–464.

– (1989): Reinforcement of Premating Isolation. – In: D. Otte & J.A. Endler (Eds.): Speciation and its Consequences. Sunderland, MA: Sinauer Ass., Inc.

Caccone, A., & U. Sbordoni (1987): Molecular evolutionary divergence among North American cave crickets. 1. Allozyme variation. – Evolution 41:1198–1214.

Caugant, D., R.K. Selander & J.S. Jones (1982): Geographic structuring of molecular and morphological polymorphisms in Pyrenean populations of the snail *Cepaea nemoralis*. – Genetica 57:177–191.

Chakraborty, R. (1980): Gene-diversity analysis in nested subdivided populations. – Genetics 96:721–723.

Clayton, J.W., & D.N. Tretiak (1972): Amine-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis. – J. Fish. Res. Bd. Can. 29:1162–1172.

Cliff, A.D., & J.K. Ord (1981): Spatial Processes: Models and Applications. – London: Pion.

Cockerham, C.C. (1969): Variance of gene frequencies. – Evolution 23:72–84.

– (1973): Analyses of gene frequencies. – Genetics 74:679–700.

Corbin, K.W. (1981): Genetic heterozygosity in the whitecrowned sparrow: A potential index to boundaries between subspecies. – The Auk 98:669–680.

Crow, J.F. (1986): Basic Concepts in Population, Quantitative, and Evolutionary Genetics. – New York: Freeman & Co.

Crow, J.F., & C. Denniston (1974): Genetic Distance. – New York: Plenum Press.

Cuguen, J., D. Merzeau & B. Thiebant (1988): Genetic structure of the European beech stands (*Fagus sylvatica* L.): F-statistics and importance of mating system characteristics in their evolution. – Heredity 60:91–100.

Dabrowski, J.S. (1989): The population variability of *Zygaena angelicae* OCHSENH. (Lepid.: Zygaenidae) in Southern part of Krakow-Wielun upland. – Annot. Zool. Bot., Slovenske narod. muz. – Prirod. ustvar 103:1–41.

Daniel, F. (1954): Die Stämme der *Zygaena transalpina* Esp./ *angelicae* O. im oberen Murtal in Steiermark im Vergleich mit anderen mitteleuropäischen Populationen. – Z. Wien. ent. Ges. 39:51–78.

– (1955): Probleme bei oberbayerischen *Zygaena transalpina* Esp.-Formen. – Nachr. bayer. Entomol. 4.

Dietz, E.J. (1983): Permutation tests for association between two distance matrices. – Syst. Zool. 32:21–26.

Dobzhansky, T. (1970): Genetics of the Evolutionary Process. – New York, London: Columbia Univ. Press.

Douglas, M.E., & J.A. Endler (1983): Quantitative matrix comparison in ecological and evolutionary investigations. – J. theor. Biol. 99:777-795.

Dutreix, C. (1992): Premieres données sur l'hybridation expérimentale de *Zygaena hippocrepidis* (Hübner, 1799) et *Z. transalpina* (Esper, 1782) (Lep.: Zygaenidae). – In: C. Dutreix, C. M. Naumann & G. W. Tremewan (Eds.): Proc. 4th Symp. Zygaenidae, Nantes, 11.–13. Sept. 1987 – Recent advances in Burnet Moth Research (Lepidoptera: Zygaenidae). Koenigstein: Koeltz Scient. Books.

Edelmann, A. (1983): Enzymelektrophoretische Untersuchungen zur Frage stammesgeschichtlicher Beziehungen in der Gattung *Zygaena* Fabricius, 1775 (Insecta, Lepidoptera). – Dissertation Bielefeld.

Efron, B. (1982): The Jackknife, the Bootstrap and other Resampling Plans. – Philadelphia: SIAM Press.

Endler, J.A. (1977): Geographic Variation, Speciation and Clines. – Princeton, N.Y.: Princeton Univ. Press.

Epperson, B.K. (1994): Recent Advances in Correlation Studies of Spatial Patterns of Genetic Variation. – Evol. Biology 27, Plenum Press, N.Y.

Farris, J.S. (1969): On the cophenetic correlation coefficient. – Syst. Zool. 18:279–285.

Felsenstein, J. (1976): The Theoretical Population Genetics of Variable Selection and Migration. – Ann. Rev. Genet. 10:253–280.

– (1985): Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. – Evolution 39:783–791.

Ferguson, A. (1980): Biochemical Systematics and Evolution. – Glasgow and London: Blackie.

Finke, K. (1983): Identifikation, Parameterschätzung und Güteprüfung von STARMA-Modellen: Eine Darstellung des Modellkonzeptes, veranschaulicht am Beispiel der Bevölkerungsurbanisierung in einem Umlandsektor Bremens. – Bremer Beitr. Geogr. Raumplanung: Univ. Bremen 6.

Ford, E.B. (1975): Ecological Genetics (4th edit.). – Chapman & Hall, London.

Futuyma, D.J. (1990): Evolutionsbiologie. – Basel: Birkhäuser.

Gabriel, K.R. (1966): Simultaneous test procedures for multiple comparisons on categorical data. – J. Amer. Statist. Assoc. 61:1081–1096.

Gabriel, K.R., & R.R. Sokal (1969): A new statistical approach to geographic variation analysis. – Syst. Zool. 18:259–270.

Gall, L.F. (1985): Measuring of the Size of Lepidopteran Populations. – J. Res. Lepid. 24:97–116.

Gassmann, D. (1993): Morphologische und morphometrische Untersuchungen in einer Kontaktzone von *Z. angelicae* Ochenheimer, 1808 und *Z. hippocrepidis* (Hübner, 1799) (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae) in Süddeutschland. – Diplomarbeit, Univ. Bonn.

Gassmann, D., et al. (1994): Morphometrische Variation in der Kontaktzone zweier Semispezies des *Zygaena-transalpina*-Komplexes (Lepidoptera: Zygaenidae). – Verh. Dtsch. Zool. Ges. 87.

Geary, R. (1954): The Contiguity Ratio and Statistical Maps. – The Incorporated Statistician 5:115–145.

Geiger, H.J. (1981): Enzyme electrophoretic studies on the genetic relationships of pierid butterflies. I. European taxa. – J. Res. Lepid. 19:181–195.

– (1990): Enzyme electrophoretic methods in studies of systematics and evolutionary biology of butterflies. – In: O. Kudrna (Ed.): Butterflies of Europe 2: Introduction to Lepidopterology: 397–436. – Wiesbaden: Aula.

Geiger, H.J., & A. Scholl (1985): Systematics and evolution of Holarctic Pieridae (Lepidop.) An enzyme electrophoretic approach. – Experientia 41:24–29.

Geiger, H.J., & A.M. Shapiro (1992): Genetics, systematics and evolution of holarctic *Pieris napi* species group populations (Lepidoptera, Pieridae). – Z. zool. Syst. Evolut.forsch. 30:100–122.

Gillespie, J.H. (1991): The Causes of Molecular Evolution. – New York, Oxford: Oxford Univ. Press.

Glaser, R. (1978): Einführung in die Biophysik. – Jena: Fischer.

Griffith, D.A. (1987): Spatial Autocorrelation. A Primer. – Washington: Resource Publ. in Geography.

Haggett, P., A.D. Cliff & A. Frey (1977): Locational analysis in human geography (2nd edition). – London: Edward Arnold Press.

Hanski, I., & M. Gilpin (1991): Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations. – London: Academic Press.

Harris, H., & D.A. Hopkinson (1978): Handbook of Enzyme Electrophoresis in Human Genetics. – Amsterdam, New York: North-Holland Publ.

Hartigan, J.A. (1975): Clustering algorithms. – New York: John Wiley.

Hartl, D.L., & A.G. Clark (1989): Principles of Population Genetics (2nd edition). – Sunderland, MA: Sinauer Ass., Inc.

Hedrick, P.W. (1971): A new approach to measuring genetic similarity. – Evolution 25:276–280.

– (1985): Genetics of Populations. – Boston: Jones & Bartlett Publ.

Hendrichs, H. (1988): Lebensprozesse und wissenschaftliches Denken. Zur Logik der Lebendigkeit und ihrer Erstarrung in den Wissenschaften. – Freiburg, München: Karl Alber.

Heß, D., & G. Ritschel-Kandel (1989): Überlegungen zu einer Zielkonzeption des Naturschutzes für das NSG „Grainberg-Kalbenstein“ und Umgebung (Raum Karlstadt, Lkr. Main-Spessart). – Ber. Akad. Natursch. Landschaftspfl., Lauffen 13:281–289.

Hewitt, G.M. (1988): Hybrid Zones – Natural Laboratories for Evolutionary Studies. – Trends Ecol. Evol. 3:158–167.

– (1989): The Subdivision of Species by Hybrid Zones. – In: D. Otte & J. A. Endler (Eds.) Speciation and its Consequences. – Sunderland, MA: Sinauer Ass., Inc.

Hille, A. (1986): Morphologische und enzymelektrophoretische Merkmalsdifferenzierung im *Z. transalpia*-Komplex (Lepidoptera, Insecta). – Diplomarbeit, Univ. Bielefeld.

– (1994): Quantitativ-analytische Untersuchung zur genetischen Populationsstruktur und geographischen Variation in parapatrischen Kontaktbereichen des *Zygaena-transalpina*-Superspezies-Komplexes (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae). – Dissertation, Univ. Bielefeld.

Hille, A., S. Müller-Tappe & C.M. Naumann (1990): Parameter genetischer Variabilität bei isolierten *Zygaena*-Populationen am nordwestlichen Arealrand (Insecta, Lepidoptera). – Verh. Dtsch. Zool. Ges. 83:609–610.

Hille, A., & C.M. Naumann (1992): Allozyme differentiation in *Zygaena transalpina* (Esper, 1780) (Lepidoptera: Zygaenidae). – In: C. Dutreix, C. M. Naumann & W. G. Tremewan (Eds.): Proc. 4th Symp. Zygaenidae, Nantes 11.-13. Sept. 1987. – Recent advances in Burnet Moth Research (Lepidoptera: Zygaenidae). Koenigstein: Koeltz Scient. Books.

Hille, A., P. Ockenfels, T. Böhmer & C.M. Naumann (1993): Untersuchungen zur Pheromonspezifität zweier parapatrischen *Zygaena* Spezies. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. 86:244

Hillis, D.M. (1984): Misuse and Modification of Nei's Genetic Distance. – Syst. Zool. 33:238–240.

Hillis, D.M., & C. Moritz (1990): Molecular Systematics. – Sunderland, MA: Sinauer Ass., Inc.

Hochberg, Y. (1988): A sharper bonferroni procedure for multiple tests of significance. – Biometrika 75:800–802.

Holm, S. (1979): A simple sequentially rejective multiple test procedure. – Scand. J. Statist. 6:65–70.

Hubert, L.J. (1978): Generalized proximity function comparisons. – Br. J. Math. Statist. Psychol. 31:179–192.

Hubert, L.J., R.G. Golledge & C.M. Costanzo (1981): Generalized procedures for evaluating spatial autocorrelation. – Geogr. Analysis 13:224–233.

Jacques, G.M. (1990): Implications of Spatial Autokorrelation in Genetic and Lake Chemistry Data. – Diss. Abstr. Int. 51.1. – Michigan: Univ. Microfilms International Publ.

Johannsen, W. (1909): Elemente der exakten Erblichkeitslehre. – Jena: Fischer.

Johnson, G.B. (1977): Assessing Electrophoretic Similarity: The Problem of Hidden Heterogeneity. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 8:309–328.

Katz, M. (1988): A Comparative Statistical Analysis of Genetic Distances I. Estimation of Distances and their Variances. Distribution of the Estimators. – Biom. J. 30:571–587.

– (1989): A Comparative Statistical Analysis of Genetic Distances II. Confidence Intervals and Test of Comparison. – Biom. J. 31:997–1012.

Key, K.H.L. (1968): The concept of stasipatric speciation. – Syst. Zool. 17:14–22.

– (1981): Species, Parapatry and the Morabine Grasshoppers. – Syst. Zool. 30:425–458.

Kimura, M. (1987): Die Neutralitätstheorie der molekularen Evolution. – Hamburg: Parey.

Kimura, M., & T. Maruyama (1971): Pattern of neutral polymorphism in a geographically structured population. – Genet. Res. 18:125–131.

King, J. L., & T. Ohta (1975): Polyallelic Mutational Equilibria. – Genetics 79:681–691.

Kirby, G. C. (1975): Heterozygote frequencies in small populations. – Theor. Pop. Biol. 8:31–48.

Koehn, R. K., A. J. Zera & J. G. Hall (1983): Enzyme polymorphisms and natural selection. – In: M. Nei & R. K. Koehn (Eds.): Evolution of Genes and Proteins. – Sunderland, MA: Sinauer Ass., Inc.

Krimbas, C. B. & J. Sourdis (1987): Recent Improvement in Handling Allelic Isozyme Data for Tree Construction. – In: M. C. Ratazzi, J. G. Scandalios & G. S. Whitt (Eds.): Isozymes: Current Topics in Biological and Medical Research 15: Genetics, Development and Evolution: 49–62. New York: Alan R. Liss. Inc.

Kruskal, J. B (1977): The Relationship between Multidimensional Scaling and Clustering. – In: J. van Ryzin (Ed.): Classification and Clustering. New York: Academic Press.

Kruskal, J. B., & M. Wish (1978): Multidimensional Scaling. – Sage Univ. Papers Ser. Quant. Applic. Soc. Sci. – Beverly Hills: Sage Publ.

Larson, A., D. B. Wake & K. P. Yanev (1984): Measuring gene flow among populations having high levels of genetic fragmentation. – Genetics 106:293–308.

Lattin, G. de (1967): Grundriß der Zoogeographie. – Jena, Stuttgart: Fischer.

Legendre, L., & P. Legendre (1983): Numerical Ecology. – Amsterdam, London, New York: Elsevier Scientific Publ. Comp.

Lessa, E. P. (1990): Multidimensional analysis of geographic genetic structure. – Syst. Zool. 39:242–252.

Levins, R. (1970): Extinction. – In: M. Gerstenhaber (Ed.): Some mathematical questions in biology – Lect. Math. Life Sci. 2:77–107.

Li, C. C., & D. Horvitz (1953): Some methods of estimating the inbreeding coefficient. – Am. J. Human Genet. 5:107–117.

Majumber, P. P., & R. Chakraborty (1981): Mean and variance of the number of samples showing heterozygote excess or deficiency. – Heredity 47:259–262.

Malicky, H. (1979): Warum verschwinden Schmetterlinge? – Umschau Wissensch. Techn. 13:420–421.

Manly, B. F. J. (1985): The Statistics of Natural Selection on Animal Populations. – London, New York: Chapman & Hall.

– (1986): Multivariate Statistical Methods. A Primer. – Melbourne: Chapman & Hall.

Mantel, N. (1967): The detection of disease clustering and a generalized regression approach. – Cancer Res. 27:209–220.

Matula, D. W., & R. R. Sokal (1980): Properties of Gabriel graphs relevant to geographical cluster analysis and the clustering of points in the plane. – Geogr. Analysis 12:205–222.

Maynard-Smith, J. (1989): Evolutionary Genetics. – Oxford, New York, Tokyo: Oxford Univ. Press.

Mayr, E. (1942): Systematics and the Origin of Species. – New York: Columbia Univ. Press.

– (1963): Animal Species and Evolution. – Cambridge: Harvard Univ. Press.

– (1967): Artbegriff und Evolution. – Hamburg, Berlin: Parey.

– (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. – Hamburg, Berlin: Parey.

– (1984): Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. – Hamburg, Berlin: Parey.

Meier, H. (1960): Die Verbreitung v. *Zygaena transalpina* Esp. und *Zyg. angelicae* O. (Lep.) in der Steiermark. – Mitt. naturw. Ver. Steiermarks 90:71–84.

Miller, R.G. (1974): The Jackknife – a review. – Biometrika 61:1–15.

– (1981): Simultaneous Statistical Inference. – New York: Springer.

Moran, P. (1948): The Interpretation of Statistical Maps. – J. Roy. Statist. Soc. 10 B:243-251.

Morton, N.E. (1973): Genetic Structure of Populations. – Honolulu: Univ. Hawaii Press.

Mossakowski, D. (1990): Hybridzonen an Artgrenzen: Regelfall oder Ausnahme? – In: Streit, B. (1990): Evolutionsprozesse im Tierreich. – Basel: Birkhäuser.

Mossakowski, D., S. Braun & A. Roschen (1989): Hybridization in natural populations of ground beetles (Coleoptera, Carabidae). – Can. J. Zool. 68: 1783–1789.

Mueller, L.D. (1979): A Comparison of Two Methods for Making Statistical Inferences on Nei's Measure of Genetic Distance. – Biometrics 35:757–763.

Mueller, L.D., & F.J. Ayala (1982): Estimation and interpretation of genetic distance on empirical studies. – Genet. Res. 40:127–137.

Nakanishi, M., R.A. Nolan, G.C. Gorman & G.S. Bailey (1969): Phenoxyethanol: Protein preservative for taxonomists. – Science 163:681–683.

Nason, J.D., & N.C. Ellstrand (1993): Estimating the frequencies of genetically distinct classes of individuals in hybridized populations. – J. Heredity 84:1–12.

Naumann, C.M. (1977): Stammesgeschichte und tiergeographische Beziehungen der Zygaenini (Insecta, Zygaenidae). – Mitt. Münch. Entomol. Ges. 67:1–25.

– (1990): Stammesgeschichtliche Rekonstruktion und ökologische Beziehungen der Organismen – Ansätze für interdisziplinäre Kooperation. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. 83:291–301.

Naumann, C.M., R. Feist, G. Richter & U. Weber (1984): Verbreitungsatlas der Gattung *Zygaena* Fabricius, 1775 (Lepidoptera: Zygaenidae). – Thes. Zool. 5:1–45.

Naumann, C.M., A. Hille & S. Müller-Trappe (1987): Abschlußbericht zum Forschungsvorhaben: Rahmenbedingungen für die Erhaltung und Entwicklung von Populationen. – Univ. Bielefeld.

Naumann, C.M., & W.G. Tremewan (1984): Das Biospezies-Konzept in seiner Anwendung auf die Gattung *Zygaena* Fabricius (Lepidoptera: Zygaenidae). – Spixiana 7:161–193.

Nei, M. (1972): Genetic Distance between populations. – Am. Nat. 106:283–292.

– (1973): Analysis of gene diversity in subdivided populations. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA 70:3321–3323.

– (1975): Molecular Population Genetics and Evolution. – Amsterdam, Oxford: North-Holland Publishing Company. New York: American Elsevier Publishing Company.

– (1977): F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. – Ann. Hum. Genet. 41:225–233.

– (1978a): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. – Genetics 89:583–590.

– (1978b): The theory of genetic distance and evolution of Human races. – Jap. J. Hum. Genet. 23:341–369.

– (1986): Definitions and estimation of fixation indices. – Evolution 40: 643–645.

– (1987): Molecular Evolutionary Genetics. – New York: Columbia Univ. Press.

Nei, M., & R.K. Chesser (1983): Estimation of fixation indices and gene diversities. – Ann. Hum. Genet. 47:253–259.

Nei, M., & A.K. Roychoudhury (1974): Sampling variances of heterozygosity and genetic distance. – Genetics 76:379–390.

Nei, M., J.C. Stephens & N. Saitou (1985): Methods for computing the standard error of branching points in an evolutionary tree and their application to molecular data from humans and apes. – Mol. Biol. Evol. 2:66–85.

Oden, N.L. (1984): Assessing the significance of a spatial correlogram. – Geogr. Analysis 16:1–16.

Oden, N.L., & R.R. Sokal (1986): Directional autocorrelation: an extension of spatial correlograms to two dimensions. – Syst. Zool. 35:608–617.

Pamilo, P. (1990): Statistical Tests of Phenograms based on Genetic Distances. – Evolution 44:689–697.

Pasteur, H., F. Bonhomme, J. Catalan & J. Britton-Davidian (1988): Practical Isozyme Genetics. – Chichester, UK: Ellis Horwood Press.

Pieper, B. (1991): Untersuchungen zum Reproduktionserfolg der Männchen bei Weibchenpaarungen zweiten Ranges im Paarungssystem von *Zygaena trifolii* (Esper, 1783) (Lepidoptera: Zygaenidae). – Diplomarbeit, Univ. Bielefeld.

Porter, A.H. (1990): Testing Nominal Species Boundaries using Gene Flow Statistics: The Taxonomy of two hybridizing Admiral Butterflies (Limenitis: Nymphalidae). – Syst. Zool. 39:131–147.

Porter, A.H., & H.J. Geiger (1988): Genetic and phenotypic population structure of the *Coenonympha tullia* complex (Lepid.: Nymphalidae, Satyridae) in California: no evidence for species boundary. – Can. J. Zool. 66:2751–2765.

Projektgruppe „Halbtrockenrasen der UNI / GHS Paderborn, Abtlg. Höxter“ (1991): Kalkmagerrasen – mehr als ein kulturhistorisches Erbe. – Artenschutzreport 1(1991):27–29.

Provine, W.P. (1986): Evolution, selected papers: Sewall Wright (1889-1988). – Chicago, London: Univ. Chicago Press.

Reiss, H., & W.G. Tremewan (1967): A Systematic Catalogue of the Genus *Zygaena* Fabricius (Lepidoptera: Zygaenidae). – Den Haag: Dr. W. Junk.

Rice, W.R. (1989): Analyzing tables of statistical tests. – Evolution 43:223–225.

Richardson, B.J., P.R. Baverstock & M. Adams (1986): Allozyme Elektrophoresis (A Handbook for Animal Systematics and Population Studies). – New York: Academic Press, Inc.

Rockwell, R. F., & G. F. Barrowclough (1987): Gene Flow and the Genetic Structure of Populations. In: F. Cooke & P. A. Buckley (1987): Avian Genetics. – London: Academic Press.

Rohlf, F.J. (1990): NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system for the IBM PC microcomputer. Applied Biostatistics, Setauket, N.Y.

Rogers, J.S. (1972): Measures of genetic similarity and genetic distance. – In: Studies in Genetics VII: 145–153. – Austin, Texas: Univ. Texas Publ.

– (1991): A comparison of the suitability of the Rogers, Modified Rogers, Manhattan, and Cavalli-Sforza and Edwards distances for inferring phylogenetic trees from allele frequencies. – Syst. Zool. 40:63–73.

Sakai, A.K. & N.L. Oden (1983): Spatial pattern of sex expression in silver maple (*Acer saccharinum* L.): Morisita's index and spatial autocorrelation. – Am. Nat. 122:489–508.

Sanderson, N. (1989): Can gene flow prevent reinforcement? – Evolution 43:1223–1235.

Schiffman, S.S., M.L. Reynolds & F.M. Young (1981): Introduction to Multidimensional Scaling. – Orlando, Florida: Academic Press.

Schnell, G.D., D.J. Watt & M. Douglas (1985): Statistical comparison of proximity matrices: Applications in animal behavior. – Anim. Behav. 33:239–253.

Scholl, A., B. Corzillius & W. Villwock (1978): Beitrag zur Verwandschaftsanalyse altweltlicher Zahnkarpfen des Tribus Aphaniini (Pisces, Cyprinodontidae) mit Hilfe elektrophoretischer Untersuchungsmethoden. – Z. zool. Syst. Evolut.forsch. 16:116–132.

Seitz, A. (1989): Aspekte des Einflusses der Umweltstrukturierung auf die genetische Zusammensetzung von Tierpopulationen. – Verh. Ges. Ökol. 18:719–727.

– (1990): Introductory Remarks: Population Biology, the Scientific Interface to Species Conservation. – In: A. Seitz & V. Loeschke (1990): Species Conservation: A Population-Biological Approach. – Basel: Birkhäuser.

Shaw, C. R., & R. Prasad (1970): Starch Gel Electrophoresis of Enzymes. A Compilation of Recipes. – Biochem. Genetics 4:297–320.

Singh, R. S., & S. K. Jain (1971): Population Biology of Avena: II. Isoenzyme polymorphisms in populations of the Mediterranean region and Central California. – Theor. Appl. Genet. 41:79–84.

Singh, R. S., R. C. Lewontin & A. A. Felton (1976): Genetic heterogeneity within electrophoretic „alleles" of Xanthin Dehydrogenase in *Drosophila pseudoobscura*. – Genetics 84:609–629.

Slatkin, M. (1981): Estimating levels of gene flow in natural populations. – Genetics 99:323–335.

– (1982): Testing neutrality in subdivided populations. – Genetics 100:533–545.

– (1985a): Gene Flow in Natural Populations. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 16:393–430.

– (1985 b): Rare alleles as indicators of gene flow. – Evolution 39:53–65.

Slatkin, M., & H. E. Arter (1991 (1)): Spatial autocorrelation methods in population genetics. – Am. Nat. 138:499–517.

– & – (1991 (2)): Reply to Sokal and Oden. – Am. Nat. 138:522–523.

Slatkin, M., & N. H. Barton (1989): A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. – Evolution 43:1349–1368.

Slatkin, M., & N. Takahata (1985): The average frequency of private alleles in a partially isolated population. – Theor. Pop. Biol. 28:314–331.

Slatkin, M., & L. Voelm (1991): F_{ST} in a Hierarchical Island Model. – Genetics 127:627–629.

Smith, H. M. (1965): More evolutionary terms. – Syst. Zool. 14:57–58.

Smouse, P. E., J. C. Long & R. R. Sokal (1986): Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. – Syst. Zool. 35:627–632.

Sneath, P. H. A., & R. R. Sokal (1973): Numerical Taxonomy. – San Francisco: Freeman.

Sokal, R. R. (1978): Population Differentiation: Something New or More of the Same? In: P. F. Brussard (Ed.): Ecological Genetics – The Interface. – New York, Heidelberg, Berlin: Springer.

– (1979): Testing statistical significance of geographic variation patterns. – Syst. Zool. 28:227–232.

– (1983): Analyzing character variation in geographic space. – In: J. Felsenstein (Ed.): Numerical taxonomy: 384-403. – New York: Springer.

– (1984): Spatial Analysis in Population Biology and Regional Science. – In: A. Andersson, E. Wilsard & T. Puu (Eds.): Regional and Industrial Development Theories, Models and Empirical Evidence. – Amsterdam: North-Holland Publ.

– (1986a): Spatial data analysis and historical processes. – In: E. Diday, Y. Escoufier, L. Lebart, J. Pages, Y. Schektman & R. Tomassone (Eds.): Data Analysis and Informatics: 29–43. Amsterdam: North-Holland.

– (1986b): Die räumliche Analyse der menschlichen Populationsstruktur. – Homo 37:50–71.

Sokal, R. R., J. Bird & B. Riska (1980): Geographic variation in *Pemphigus populicaulis* (Insecta: Aphididae) in eastern North America. – Biol. J. Linn. Soc. 14:163–200.

Sokal, R. R., & J. Friedländer (1982): Spatial Autocorrelation Analysis of Biological Variation on Bougainville Island. – In: M. H. Crawford & J. H. Mielke (Eds.): Current Developments in Anthropological Genetics 2: Ecology and Population Structure. New York, London: Plenum Press.

Sokal, R. R., & G. M. Jacques (1991): Testing inferences about microevolutionary processes by means of spatial autocorrelation analysis. – Evoluton 41:152–168.

Sokal, R. R., G. M. Jacques & M. C. Wooten (1989): Spatial autocorrelation analysis of migration and selection. – Genetics 121:845–855.

Sokal, R. R., & P. Menozzi (1982): Spatial autocorrelation of HLA frequencies in Europe support demic diffusion of early farmers. – Am. Nat. 119:1–17.

Sokal, R. R., & N. L. Oden (1978a): Spatial autocorrelation in biology I. Methodology. – Biol. J. Linn. Soc. 10:199–228.

– & – (1978b): Spatial autocorrelation in biology II. Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest. – Biol. J. Linn. Soc. 10:229–249.

– & – (1991): Spatial autocorrelation analysis as a inferential tool in population genetics. – Am. Nat. 138:518–521.

Sokal, R. R., N. L. Oden & J. S. F. Barker (1987): Spatial structure in *Drosophila buzzatii* populations: Simple and directional spatial autocorrelation. – Am. Nat. 129:122–142.

Sokal, R. R., & B. Riska (1981): Geographic variation in *Pemphigus populitransversus* (Insecta: Aphididae). – Biol. J. Linn. Soc. 15:201–233.

Sokal, R. R., & F. J. Rohlf (1962): The comparison of dendrograms by objektive methods. – Taxon 11:33–40.

– & – (1969): Biometry (first edition). – San Francisco: Freeman & Co.

– & – (1981): Biometry (second edition). – San Francisco: Freeman & Co.

Sokal, R. R., P. E. Smouse & J. V. Neel (1986): The genetic structure of a tribal population, the Yanomana Indians. XV. Patterns inferred by autocorrelation analysis. – Genetics 114:259–287.

Sokal, R. R., & D. E. Wartenberg (1981): Space and Population Structure. – In: D. Griffith & R. Mc Kinnon (Eds.): Dynamic Spatial Models: 186-213. – Alphen aan den Rijn, The Netherlands: Sijthoff & Noordhoff.

– & – (1983): A test of spatial autocorrelation analysis using an isolation-by-distance model. – Genetics 105:219-237.

Soulé, M. E. (1986): Conservation Biology – The science of scarcity and diversity. – Sunderland, MA: Sinauer Ass., Inc.

– (1987): Viable Populations for Conservation. – Cambridge: Cambridge Univ. Press.

Späth, H. (1975): Cluster – Analyse – Algorithmen. – München: Oldenbourg.

Swofford, D. L. (1989): BIOSYS-1: A Computer Program for the Analysis of Allelic Variation in Population Genetics and Biochemical Systematics. Release 1.7. – Campaign, Illinois: Illinois Natural History Survey.

Swofford, D. L., & G. J. Ohlsen (1990): Phylogeny Reconstruction. – In: D. M. Hillis & C. Moritz (Eds.): Molecular Systematics. – Sunderland, MA: Sinauer Ass., Inc.

Swofford, D.L., & R.B. Selander (1981): BIOSYS-1: A FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. – Heredity 72:281–283.

Szymura, J. H., & N. H. Barton (1986): Genetic analysis of a hybrid zone between the fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *Bombina variegata*, near Krakow in southern Poland. – Evolution 40:1141–1159.

– & – (1991): The genetic structure of the hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *B. variegata:* Comparisons between transects and between Loci. – Evolution 45:237–261.

Thorpe, J.P. (1979): Enzyme variation and taxonomy: the estimation of sampling errors in measurements of interspecific genetic similarity. – J. Linn. Soc. (Biol.) 11:369–386.

Timofeeff-Ressovsky, N. V., A. U. Yablokov & N. V. Glotov (1977): Grundriß der Populationslehre. Genetik Beitrag 8. – Jena: Fischer.

Tobler, W. R. (1975): Linear operators applied to areal data. – In: J. C. Davis & M. J. Mc Cullagh (Eds.): Display and Analysis of Spatial Data. – London: John Wiley.

Tomiuk, J., & D. Graur (1988): Nei's modified genetic identity and distance measures and their sampling variances. – Syst. Zool. 37:156–162.

Upton, G., & B. Fingleton (1985): Spatial Analysis by Example: Vol 1: Point Pattern and Quantitative Data 2: Categorical and Directional Data. – New York: Wiley & Sons.

Venema, M. (1986): Untersuchungen über den Einfluß der Photoperiode auf die Larvalentwicklung von *Z. trifolii.* – Diplomarbeit, Univ. Bielefeld.

Wahlund, S. (1928): Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen vom Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. – Hereditas 11:65–106.

Wartenberg, D. E. (1985): Spatial autocorrelation as a criterion for retaining factors in ordination of geographic data. – Math. Geol. 17:665–682.

Weber, E. (1978): Mathematische Grundlagen der Genetik. Genetik Beitrag 5. – Jena: Fischer.

Weir, B. S. (1990): Genetic Data Analysis. – Sunderland, MA: Sinauer Ass., Inc.

Weir, B. S. & C. C. Cockerham (1984): Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. – Evolution 38:1358–1370.

Wijsman, E. M., & L. L. Cavalli-Sorza (1984): Migration and Genetic Population Structure with Special Reference to Humans. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 15:279–301.

Wipking, W. (1987): Ökologische Untersuchungen über die Diapauseregulation bei westpaläarktischen Stämmen einer Schmetterlingsfamilie (Ins., Lepidoptera, Zygaenidae). – Doktorarbeit, Univ. Köln.

Workman, P. L., & J. O. Niswander (1970): Population studies on south-western Indian tribes II. Local genetic differentiation in the Papago. – Am. J. Hum. Genet. 22:24–49.

Wright, S. (1931): Evolution in Mendelian populations. – Genetics 16:97–159.

– (1940): Breeding structure of populations in relation to speciation. – Am. Nat. 74:232–248.

– (1943): Isolation by Distance. – Genetics 28:114–138.

– (1951): The genetical structure of populations. – Ann. Eugenics 15:323–354.

– (1965): The Interpretation of Population Structure by F-Statistics with special regard to systems of mating. – Evolution 19:395–420.

– (1978): Evolution and Genetics of Populations: A treatise in 4 volumes. Vol.2: The Theory of Gene Frequencies. Vol.4: Variability within and among natural populations. – Chicago, London: Univ. Chicago Press.

Yablokov, A. U. (1986): Phenetics – Evolution, Population, Trait. – New York: Columbia Univ. Press.

Young, M. C. K. & D. H. Robinson (1986): Understanding and Learning statistics by computer. – Singapore: World Scientific Publ.

STICHWORTVERZEICHNIS

Da von dem ausschließlich englischsprachigen, allgemeinem populationsgenetischem und Fachvokabular zur geographischen Variationsanalyse nur in Ausnahmefällen äquivalente deutsche Begriffe existieren (s. z. B. Glossar in Futuyma 1990), werden die mit der vorliegenden Arbeit ins Deutsche übertragenen Fachtermini im Text zusammen mit dem englischen Original in eckigen Klammern angegeben.

abstammungsgleich (autozygot) 42
= identical by descent 43

adjacent (s. Gabriel-Graph)

Allele 29, 32

allele frequency surfaces 78
= Allelfrequenz-Oberflächen

Allelfrequenz-Differential 82, 164

Allelfrequenz-Oberflächen 78, 118, 160 ff
= surfaces of allele frequencies

Allelfrequenzen 32, 47, 49

Allelfrequenzverteilungen 32
multiple 34

Allium montanum (Nektarpflanze) 19

Allospezies 15, 41

Allozyme 28–30

Altmühlalb 22

Analyse der Gendiversität 37, 49
in substrukturierten Populationen 49

Äquifinalität 70

Artareal 13

assortative mating 51

Aster amellus (Nektarpflanze) 19

Ausbreitungskapazität
= dispersal; s. Dispersion

Auszucht = outbreeding depression 51

Autokorrelation 69 f
positive 69, 118
zeitliche 67

Autokorrelationsanalyse, räumliche 63

Autokorrelationskoeffizient, räumlicher 74

Autokorrelationskoeffizienten 41, 74 f

Biospezies 41

Biston betularia 70
Bonferroni-Kriterium 78
Carduus– und *Cirsium*-Arten (Nektarpflanze) 19
Centaurea scabiosa, C. jacea (Nektarpflanze) 19
circular clines, s. Variationsmuster
Clustermethoden, agglomerative 59, 80
coefficients of inbreeding = F- oder Inzuchtkoeffizienten 41
coincidence, s. Kline
concordance, s. Kline
conditional average allele frequency, s. Slatkin-Darstellung 66
connectivity matrices s. Nachbarschafts- oder Verknüpfungsmatrizen 76
Coronilla coronata, Larven-Futterplanze 19
Coronilla varia, Larven-Futterpflanze 19
Deme 146
s. a. Populationsstruktur
depressions, s. Variationsmuster
Differenzierungsmuster 14, 160
Diffusionsrate von Genen 63
Dipsacus silvester, Nektarpflanze 19
Dispersion 63, 146
Drift 39
genetische oder Zufallsdrift 39 f, 70
Echinops sphaerocephalus, Nektarpflanze 19
edge, s. Gabriel-Graph
Elektromorphe 29
Entfernungs-/ Richtungsklassen 88, 117
s.a. Autokorrelation
Enzymelektrophorese
s. Stärkegelelektrophorese
Enzymlocus, multialleler 28
F- oder Inzuchtkoeffizienten = coefficients of inbreeding 41
F-Statistik 41
einfache 47, 150 f
hierarchische 47, 151 f
Faunenelement, adriatomediterranes, atlantomediterranes, pontomediterranes 15 f
F_{IS}
s. Inzuchtkoeffizienten
F_{IT}
s. Inzuchtkoeffizienten
fixation-index = s. Fixierungsindex 47
Fixierungsindex = fixation-index 47
Flugzeit 144 f
der drei Semispezies 20
F_{ST}
s. Fixierungsindex
Gabriel-Graph, s.a. Graph 73
Gabriel-Netzwerk 74
Geary-Verhältnis c = räumlicher Autokorrelationskoeffizient 74
Gen 29
Gendiversität 49
s.a. Heterozygotie
Genetic Distance 56
genetic sampling 50
Genfluß 62
s.a. long-distance gene flow, short-range gene flow
Gengeographie 13
Genotyp 29
Genotypenklassen 32
Genotypenverteilung 31
Genotypfrequenzen 32
geographic variation analysis (GVA) 70
s.a. Variationsanalyse
Graph, topologischer 73
Hardy-Weinberg-Gesetz 32
Hardy-Weinberg-Gleichgewicht
s. Zufallspaarung
Heterozygotie H, Definition der 36
Hierarchieebenen 41
räumlich-taxonomische 41
Hierarchieeffekte, räumliche 14
hierarchische multifaktorielle Varianzanalyse
s. Varianzanalyse
Hippocrepis comosa
Larven-Futterpflanze 19
Hybrid-Gürtel 17

Hybridisierungsvorgänge, in Hybridzonen 38
Hybridzonen 38, 149, 175
identical by descent = abstammungsgleich 42
infinite island model, n-island model, s. Insel-Modelle
infinite islands
s. Insel-Modelle
Insel-Modelle = infinite island model, n-island model 39 f
Intergradierungszonen
= Hybrid-Gürtel 17
Interlokalitätsfaktor s. Nachbarschaftsbindung
interpopulational variance-component 49
intrapopulational variance-component 49
Introgression
= Gendiffusion 16, 123, 178
intrusions s.a. Variationsmuster 118
Inzucht = inbreeding 51, 146
Inzuchtkoeffizienten 42, 51 f
isolation-by-distance 82, 139, 173
s.a. Populationsmodelle 63
Isolationsmechanismen 16
prägame, metagame 149, 179
Isozyme 29
Jackknife-Prozedur 52
Kline 70, 177
s.a. Variation
Knautia arvensis Nektarpflanze 19
Kontakt- und Übergangsbereiche 14
Kontaktzone, parapatrische 21
Kopplungsungleichgewichte 79, 177 ff
Korrelogramme 71, 78
gerichtete räumliche 79
räumliche 77
links s.a. Nachbarschaftsbindung 117
long-distance gene flow 39
Lotus corniculatus
Larven-Futterpflanze 19
Luftlinienentfernungen, geographische 91
Mainfranken 22
Manhattan- oder city-block-Abstand 80
Mantel-Test 80
mean square displacement
s. Dispersion
Messung des Genflusses 67 ff
Migrationsrate, maximale 63, 66, 155
Monte-Carlo-Methode 76, 81
Moran-Koeffizient oder räumlicher Autokorrelationskoeffizient 74
mounds s. Variationsmuster
Multidimensionale Skalierung 61 ff
Multilocus-Genotypen 35
Multimere s. Allozyme, Isozyme
Multivariate Methoden 30
Nachbarschafts- oder Verknüpfungsmatrizen = connectivity matrices 76
Nachbarschaftsbindung 75
Nachbarschaftsmatrix, binäre 90 f, 138
Nachbarschaftsmatrizen höherer Ordnung 91
neighbourhood size = genetische Nachbarschaftsgröße 82, 146
nested MANOVA s. Varianzanalyse
operational taxonomic units {OTUs}
s. Clustermethoden
Organisationsebenen,
Individuum (I), Subpopulation (S), Gesamt-Genpool (T) 43
outbreeding depression = Auszucht 51
Panmixie
s. Zufallspaarung
parabolic mound s.a. Variationsmuster 123
Phän 29
Phänetik, numerische 29
Phänogramm 59
Phänotyp 29
Polymorphismus
von Allozymen 28
Population 41
s.a. Populationsgruppe
Populationsgröße, effektive 155
Populationsgruppe 13
Populationsmodelle 39
s.a. Populationsstruktur
Populationsstruktur, genetische 41 ff

private-allele-regression 65
= Messung des Genflusses
random mating, Zufallspaarung 41
Raumausschnitte 67
= patches 84
Räumliche Muster
s. Autokorrelationsanalyse
räumlicher Autokorrelationskoeffizient 74
s.a. Moran-Koeffizient
Raumwiderstand
funktioneller 72
regression of private allele polymorphisms s. Slatkin-Darstellung
reinforcement 179
s.a. Isolationsmechanismen
reproductive character displacement 175
s.a. Flugzeit
Reproduktive Isolation
s. Isolationsmechanismen
Rf-Wert, elektrophoretische Laufweite 29
Scabiosa columbaria, Nektarpflanze 19
Semispezies 15
s.a. Allospezies
short-range gene flow 39
Slatkin-Darstellung 66
Spannungszonen
= tension zones 14, 176 f
spatial autokorrelation 67
s.a. Autokorrelationsanalyse
spatial response surfaces,
s. Allelfrequenz-Oberflächen
Speziation 179
Stärkegelelektrophorese,
vertikale 26
stationarity, s.a. Autokorrelation 70
statistical sampling, s.a. Varianzanalyse 50
Subpopulationen 39, 41
Subspezies 41
Superspezieskomplex 14
tension zones = Spannungszonen,
Hybridzonen 14, 176 f
Transienter Polymorphismus 70
Trittstein-Modelle 173
= 1D-, 2D-stepping-stone models
Trockenrasen,
mainfränkische 15, 147
Überwinterungsstrategie, repetitive
Larvaldiapause 15
uniting gametes 42
UPGMA-Algorithmus, unweighted
pair-group method using an
arithmetic average 59
Variabilität, genetische 13
Varianz des Eltern-Nachkommen-
Dispersals 82
s. Populationsgröße
Varianzanalyse
hierarchische multifaktorielle –
= nested MANOVA 50
Variation, klinale s.a. Kline 69
Variationsanalyse,
geographische 70
Variationsmuster, räumliche 108
Verknüpfungsmatrix 76
vertices s. Gabriel-Graph
Wahlund -Effekt 41, 51, 146
Zufallspaarung 36
= random mating
Zufallsvariation 14
Zygaena angelicae 15 f
Zygaena hippocrepidis 15 f
Zygaena transalpina 15 f
Zymogramme 28, 30

ANHANG

Tab. 11: Deskriptive populationsgenetische Schätzgrößen

Population	Gambach	Mäusberg	Himmelstadt	Feuerthal	Retzbach	Edelfingen	Werbach	Böttigheim	Kinding
Abkz.	GAM	MÄU	HIM	FEU	RZB	EDF	WER	BÖT	KIK
$\tilde{N}$	43.4 ± 5.4	21.7 ± 2.5	16.2 ± 1.8	10.9 ± 1.2	29.1 ± 3.3	16.3 ± 1.1	12.1 ± 0.9	11.2 ± 0.7	37.3 ± 4.7
m	2.1 ± 0.3	1.7 ± 0.2	1.8 ± 0.2	1.7 ± 0.2	1.6 ± 0.2	1.4 ± 0.1	1.3 ± 0.1	1.3 ± 0.1	2.2 ± 0.3
P	44.8	44.8	44.8	44.8	41.4	27.6	27.6	20.7	44.8
H_o	0.134 ± 0.031	0.161 ± 0.038	0.134 ± 0.037	0.156 ± 0.044	0.080 ± 0.026	0.058 ± 0.025	0.088 ± 0.020	0.059 ± 0.028	0.131 ± 0.035
$\hat{H}$	0.214 ± 0.048	0.173 ± 0.041	0.165 ± 0.043	0.168 ± 0.041	0.087 ± 0.027	0.070 ± 0.031	0.057 ± 0.023	0.080 ± 0.033	0.198 ± 0.047

Population	Kinding	Katzental	Velburg	Enkering	Böhming	Gungolding	Altdorf	Morsbach	Eichstätt
Abkz.	KIR	KAZ	VEB	ENK	BÖH	GGD	ALT	MOR	EIC
$\tilde{N}$	30.4 ± 3.6	19.0 ± 2.5	23.0 ± 2.5	22.0 ± 2.3	12.9 ± 0.8	17.3 ± 2.0	14.9 ± 1.3	23.4 ± 3.0	24.2 ± 2.9
m	2.1 ± 0.3	2.0 ± 0.3	2.0 ± 0.2	1.6 ± 0.2	1.5 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.7 ± 0.2	1.7 ± 0.2	1.7 ± 0.2
P	44.8	41.4	48.3	37.9	37.9	31	37.9	37.9	44.8
H_o	0.129 ± 0.033	0.118 ± 0.033	0.147 ± 0.035	0.103 ± 0.029	0.103 ± 0.032	0.096 ± 0.031	0.090 ± 0.030	0.080 ± 0.024	0.094 ± 0.025
$\hat{H}$	0.207 ± 0.047	0.230 ± 0.054	0.177 ± 0.041	0.119 ± 0.033	0.112 ± 0.034	0.114 ± 0.036	0.131 ± 0.036	0.112 ± 0.034	0.125 ± 0.031

Population	Dollnstein	Eßlingen	Parleithen	Eisenhammer	Velden	Lungsdorf	Artelshofen	Pottenstein	Haßlach
Abkz.	DOL	ESS	PAR	EHA	VEL	LUN	ATH	POT	HAS
$\tilde{N}$	18.7 ± 1.9	18.7 ± 1.9	19.0 ± 2.5	18.7 ± 1.9	18.1 ± 1.7	15.0 ± 1.4	13.3 ± 1.2	21.9 ± 2.2	14.2 ± 1.1
m	1.4 ± 0.1	1.6 ± 0.2	2.0 ± 0.2	1.9 ± 0.2	2.0 ± 0.2	1.8 ± 0.2	1.7 ± 0.2	1.9 ± 0.2	1.8 ±0.2
P	34.5	31	48.3	41.4	44.8	44.8	41.4	44.8	44.8
H_o	0.094 ± 0.033	0.088 ± 0.028	0.147 ± 0.038	0.147 ± 0.038	0.129 ± 0.032	0.127 ± 0.037	0.147 ± 0.030	0.124 ± 0.033	0.135 ± 0.037
$\hat{H}$	0.101 ± 0.031	0.116 ± 0.035	0.174 ± 0.041	0.162 ± 0.043	0.169 ± 0.040	0.152 ± 0.040	0.166 ± 0.045	0.169 ± 0.044	0.169 ± 0.041

Population	Lauterhofen	Seewaldsee	St. Egyden	Bukova	Trystin	Dompierre	C.d.Santigosa	Interneppo	Mte. Prat
Abkz.	LAU	SEE	STE	BUV	TRS	DOM	CDS	INT	MTP
$\tilde{N}$	14.7 ± 1.5	26.7 ± 3.1	19.4 ± 2.1	19.6 ± 2.2	17.1 ± 1.6	25.6 ± 3.1	34.0 ± 3.9	18.7 ± 1.9	45.5 ± 5.1
m	2.0 ± 0.3	2.1 ± 0.3	1.6 ± 0.2	1.8 ± 0.3	1.9 ± 0.2	1.7 ± 0.2	1.7 ± 0.2	1.6 ± 0.2	2.3 ± 0.3
P	41.4	48.3	44.8	34.5	48.3	37.9	55.2	41.4	51.7
H_o	0.156 ± 0.039	0.129 ± 0.032	0.121 ± 0.031	0.108 ± 0.035	0.125 ± 0.036	0.060 ± 0.023	0.052 ± 0.018	0.117 ± 0.034	0.112 ± 0.032
$\hat{H}$	0.185 ± 0.045	0.178 ± 0.043	0.172 ± 0.044	0.122 ± 0.038	0.141 ± 0.040	0.100 ± 0.037	0.074 ± 0.024	0.135 ± 0.037	0.136 ± 0.036

Tab. 12: Genotypenhäufigkeiten der Populationen des *Z. transalpina*-Komplexes in Form einer BIOSYS-1-Steuerdatei

Die komplette "BIOSYS-1"-Steuerdatei hat als originäre Eingabedatei eine maximale Zeilenlänge von 72 Zeichen und ist hier aus Platzgründen zweispaltig dargestellt. Die im FORTRAN-Format unbedingt einzuhaltenden Leerzeichen entsprechen dem Original.

```
Analyse der genetischen Variabilitaet im Zygaena
transalpina-Komplex
NOTU=36,NLOC=29,NALL=10,CRT,FULLSKIP;
(12(1X,A5)/12(1X,A5)/5(1X,A5))
 PGI   PGM   HK    MDH-1 MDH-2 GOT-1 GOT-2
GPT   MPI   ACON1 ACON2 6PGDH
 IDH-1 IDH-2 ME    TPI   LAP-4 PK    AK    FUM
GO+   GO-   GA3PD ALD
 GD    AO    ENO   CA    GLU+


STEP DATA:
DATYP=2,NCOL=16,ALPHA;
(6X,11(1X,2A1,1X,I2)/6X,5(1X,2A1,1X,I2))
caro Gambach GAM          2    1
PGI    CC:16 CE:06 CF:15 EE:02 FF:30

PGM       AA:26  AC:08  AE:01  AG:11  AJ:01  CE:03
CG:06 EG:04 GG:09

HK      AA:01 AB:06 BB:54

MDH-1  AA:02 AB:15 BB:47

MDH-2  AA:09 AC:05 AD:08 CC:02 CD:02 DD:43

GOT-1  AB:07 BB:52 BD:06

GOT-2  DD:71

GPT     BE:01 DD:18 DE:26 DF:01 EE:23

MPI     AA:04 AB:02 AC:04 BB:17 BC:18 CC:15

ACON1  BB:25 BC:24 CC:19

ACON2    AA:01  BB:08  BC:02  BD:16  BE:02  BF:01
CD:02 DD:22 DE:01 DF:01 DH:01
       EE:01 HH:01
6PGDH  BB:38 BC:10 CC:20 DD:01

IDH-1  AA:29 AC:08 AD:11 CC:06 CD:06 DD:11

IDH-2  BB:71

ME      AA:34 AB:10 BB:24 BC:03

TPI     AA:04 AC:04 CC:52

LAP-4  AA:71

PK      AA:10

AK      AA:11

FUM     AA:10

GO+     AA:05

GO-    AA:13

GA3PD  AA:10

ALD     AA:19

GD      AA:05

AO      AA:23

ENO     AA:05

CA      AA:06

GLU+    AA:05

caro Maeusberg MAEU          2    1
PGI     CC:17 CE:09 CF:05 EE:02 EF:01

PGM       AE:01  AG:01  CC:09  CE:08  CG:08  EE:01
EG:02 GG:04

HK       AA:02 AB:03 BB:29

MDH-1  AB:14 BB:20

MDH-2  AA:21 AC:08 AD:03 CC:01

GOT-1  AA:01 AB:09 AD:01 BB:19 BD:02

GOT-2  DD:34

GPT     DD:01 DE:15 EE:18

MPI     AC:01 BB:13 BC:10 CC:07

ACON1  BB:27 BC:06

ACON2    AD:01  BB:11  BC:02  BD:10  CC:01  CD:03
DD:02

6PGDH  BC:04 CC:28

IDH-1  AA:02 AC:01 AD:13 BD:01 CC:02 DD:15

IDH-2  BB:34

ME      AA:01 AB:04 BB:20 BC:08 CC:01

TPI     CC:17
```

LAP-4 AA:34

PK AA:10

AK AA:05

FUM AA:06

GO+ AA:04

GO- AA:09

GA3PD AA:07

ALD AA:04

GD AA:04

AO AA:03

ENO AA:09

CA AA:11

GLU+ AA:08

caro Himmelstadt HIM 2 1
PGI CC:16 CE:04 CF:05

PGM BE:01 CC:03 CE:02 CG:07 EE:01 EG:03 GG:08

HK AA:04 AB:08 BB:13

MDH-1 AA:03 AB:11 BB:10

MDH-2 AA:20 AC:03 AD:01

GOT-1 AA:02 AB:12 BB:10 BD:01

GOT-2 DD:25

GPT DD:05 DE:12 EE:08

MPI AA:06 AB:04 AC:01 BB:03 CC:08

ACON1 BB:23 BC:02

ACON2 AA:01 AB:02 AD:01 BB:09 BC:03 BD:08 DD:01

6PGDH CC:23 CE:01

IDH-1 AD:04 BB:01 DD:20

IDH-2 BB:25

ME AA:03 BB:22

TPI CC:03

LAP-4 AA:25

PK AA:09

AK AA:05

FUM AA:05

GO+ AA:09

GO- AA:08

GA3PD AA:03

ALD AA:03

GD AA:06

AO AA:07

ENO AA:06

CA AA:07

GLU+ AA:06

caro Feuerthal FEU 2 1
PGI CC:13 CE:03 CF:01

PGM AG:01 CE:02 CG:04 EE:01 EG:03 GG:06

HK AB:03 BB:14

MDH-1 AA:01 AB:14 BB:02

MDH-2 AA:12 AC:04 CC:01

GOT-1 AB:02 BB:15

GOT-2 DD:16

GPT DD:01 DE:09 EE:07

MPI AB:05 AC:01 BB:05 BC:04 CC:02

ACON1 BB:10 BC:05 CC:02

ACON2 AB:01 BB:05 BC:01 BD:05 BE:02 DD:03

6PGDH CC:15

IDH-1 AA:01 AD:05 DD:11

IDH-2 BB:11

ME BB:14 BC:02 CC:01

TPI AA:01 CC:04

LAP-4 AA:17

PK AA:08

AK AA:05

FUM AA:02

GO+ AA:02

GO- AA:07

GA3PD AA:02

ALD AA:02

GD AA:07

AO AA:02

ENO AA:07

CA AA:03

GLU+ AA:02

jura Retzbach RZB 1 1
PGI FF:46

PGM AA:32 AC:06 AG:06 CG:02

HK AB:06 BB:40

MDH-1 AB:01 BB:36

MDH-2 AD:08 CD:01 DD:36

GOT-1 BB:31

GOT-2 DD:42

GPT BD:01 DD:32 DE:10 EE:01

MPI AB:01 BB:06 BC:13 CC:23

ACON1 BB:03 BC:16 CC:27

ACON2 BB:17 BC:02 BD:18 CD:01 DD:03

6PGDH BB:42 CC:02

IDH-1 AA:42 AB:03 AD:01

IDH-2 BB:46

ME AA:39 AB:05 BB:01

TPI BC:01 CC:40

LAP-4 AA:46

PK AA:08

AK AA:07

FUM AA:11

GO+ AA:05

GO- AA:10

GA3PD AA:12

ALD AA:14

GD AA:05

AO AA:20

ENO AA:05

CA AA:07

GLU+ AA:05

jura Edelfingen EDF 1 1
PGI FF:22

PGM AA:21 AG:01

HK BB:22

MDH-1 AB:01 BB:17

MDH-2 DD:22

GOT-1 AB:01 BB:17

GOT-2 DD:22

GPT DD:14 DE:03

MPI AB:02 BB:03 BC:07 CC:09

ACON1 BB:06 BC:09 CC:07

ACON2 BB:08 BD:02 BE:05 CD:01 DD:01 DE:01 EE:02

6PGDH BB:22

IDH-1 AA:22

IDH-2 BB:22

ME AA:22

TPI BC:01 CC:15

LAP-4 AA:22

PK AA:09

AK AA:09

FUM AA:10

GO+ AA:06

GO- AA:16

GA3PD AA:06

ALD AA:09

GD AA:16

AO AA:10

ENO AA:16

CA AA:07

GLU+ AA:06

jura Werbach WER 1 1
PGI FF:16

PGM AA:14 AE:02

HK BB:15

MDH-1 AB:01 BB:15

MDH-2 AA:01 DD:15

GOT-1 BB:16

GOT-2 DD:16

GPT DD:16

MPI BB:13 BC:01 CC:02

ACON1 BB:02 BC:06 CC:08

ACON2 BB:08 BC:02 BD:05 DD:01

6PGDH BB:16

IDH-1 AA:15 BB:01

IDH-2 AB:01 BB:15

ME AA:16

TPI CC:08

LAP-4 AA:16

PK AA:12

AK AA:10

FUM AA:10

GO+ AA:08

GO- AA:07

GA3PD AA:04

ALD AA:07

GD AA:03

AO AA:04

ENO AA:07

CA AA:06

GLU+ AA:09

jura Boettigheim BOET 1 1
PGI FF:14

PGM AA:14

HK BB:14

MDH-1 AA:02 AB:03 BB:09

MDH-2 DD:14

GOT-1 BB:14

GOT-2 DD:14

GPT DD:09 DE:05

MPI AA:01 BB:08 CC:05

ACON1 BC:08 CC:06

ACON2 BB:05 BD:05 BE:02 DD:01 EE:01

6PGDH BB:14

IDH-1 AA:13 AD:01

IDH-2 BB:14

ME AA:14

TPI CC:14

LAP-4 AA:14

PK AA:07

AK AA:03

FUM AA:08

GO+ AA:06

GO- AA:07

GA3PD AA:06

ALD AA:12

GD AA:07

AO AA:09

ENO AA:07

CA AA:08

GLU+ AA:08

rhat Kinding KIK 2 2
PGI AC:01 CC:32 CE:18 CF:01 EE:03 EF:01 FF:04

PGM AA:03 AG:02 AH:03 BG:01 BH:03 CC:02 CE:04 CG:09 CH:04 CI:01 EE:02 EG:05 EH:02 GG:12 GH:07 GI:01
HK AA:02 AB:14 BB:45

MDH-1 AA:23 AB:22 BB:11

MDH-2 AA:36 AC:02 AD:11 CD:01 DD:10

GOT-1 AB:03 BB:42 BD:01

GOT-2 DD:61

GPT BE:01 CD:01 DD:05 DE:28 DF:02 EE:22 EF:02

MPI AA:06 AB:01 AC:04 BB:13 BC:14 CC:20

ACON1 BB:31 BC:22 CC:07 EE:01

ACON2 AD:01 BB:04 BC:01 BF:01 CC:02 CD:01 DD:30 DE:03 EE:04 FF:02

6PGDH BB:08 BC:04 CC:49

IDH-1 AA:05 AD:06 CC:02 CD:02 DD:45

IDH-2 BB:42

ME AA:25 AB:05 BB:13 BC:04 BD:03 CC:01

TPI CC:61

LAP-4 AA:61

PK AA:09

AK AA:09

FUM AA:03

GO+ AA:06

GO- AA:06

GA3PD AA:04

ALD AA:06

GD AA:04

AO AA:10

ENO AA:05

CA AA:41

GLU+ AA:10

jola Kinding KIR 1 2
PGI AC:01 CC:07 CE:04 CF:01 DD:03 DE:01 DF:11 EE:01 EF:01 FF:18

PGM AA:19 AE:02 AG:06 AH:02 CC:01 CE:01 CG:02 EG:02 FI:01 GG:09 GH:03

HK AA:04 AB:02 BB:24 BC:16 CC:01

MDH-1 AA:03 AB:18 BB:25

MDH-2 AA:11 AC:01 AD:13 DD:22 DE:01

GOT-1 AA:01 AB:12 AD:02 BB:28 BD:05

GOT-2 DD:46

GPT DD:07 DE:27 EE:13 EF:01

MPI BB:08 BC:03 CC:34

ACON1 BB:11 BC:09 CC:27

ACON2 BB:01 BD:01 CC:02 DD:12 DE:02 DF:09 EE:05 FF:11

6PGDH BB:42 BC:04 CC:01

IDH-1 AA:30 AD:05 CC:02 CD:01 DD:09

IDH-2 BB:48

ME AA:32 AB:04 AC:01 AD:01 BB:10

TPI CC:38

LAP-4 AA:48

PK AA:09

AK AA:09

FUM AA:07

GO+ AA:10

GO- AA:09

GA3PD AA:05

ALD AA:10

GD AA:07

AO AA:09

ENO AA:06

CA AA:03

GLU+ AA:09

rhat Katzental KAZ 2 2
PGI CC:18 CD:01 CE:09 CF:01 DD:02 DF:01 FF:01

PGM AA:05 AG:02 AH:01 CC:01 CE:01 CG:01 EE:02 EG:05 EH:02 GG:06 GH:04 HH:05

HK AA:05 AB:12 BB:17 BC:01

MDH-1 AA:11 AB:13 BB:09

MDH-2 AA:06 AB:05 AD:07 BB:01 BD:02 DD:11

GOT-1 BB:33

GOT-2 DD:32

GPT DD:06 DE:12 DF:01 EE:13 EF:01 FF:01

MPI AA:04 BB:04 BC:02 CC:08

ACON1 BB:17 BC:07 CC:07

ACON2 AA:01 AD:02 BB:04 BD:01 BF:04 CC:01 DD:05 DE:01 DF:02 FF:04

6PGDH BB:05 CC:06

IDH-1 AA:04 AB:01 AD:01 BB:01 BF:01 CC:05 CD:04 DD:14

IDH-2 BB:13

ME AA:06 AB:01 BB:28

TPI CC:23

LAP-4 AA:35

PK AA:01

AK AA:09

FUM AA:04

GO+ AA:07

GO- AA:04

GA3PD AA:06

ALD AA:04

GD AA:07

AO AA:07

ENO AA:03

CA AA:02

GLU+ AA:08

rhat Velburg VEB 2 2
PGI AC:04 CC:17 CE:12 EE:03

PGM CG:05 CH:02 EE:02 EG:02 GG:16 GH:08 HH:01

HK BB:04 BC:08 CC:10

MDH-1 AA:16 AB:15 BB:04

MDH-2 AA:23 AC:03 AD:08 DD:01

GOT-1 AB:04 AD:01 BB:28 BD:03

GOT-2 BD:01 CD:01 DD:34

GPT DD:10 DE:20 DH:01 EE:05

MPI AA:02 BB:10 BC:05 CC:09

ACON1 BB:24 BC:11 CC:01

ACON2 AA:01 AD:02 BD:06 CC:01 CD:01 DD:20 DF:03 FF:01

6PGDH CC:31

IDH-1 AA:02 AD:10 CC:02 CD:04 DD:18

IDH-2 BB:36

ME AA:03 AB:02 BB:29 BC:02

TPI AD:01 CC:32

LAP-4 AA:34

PK AA:07

AK AA:07

FUM AA:08

GO+ AA:07

GO- AA:09

GA3PD AA:02

ALD AA:08

GD AA:06

AO AA:11

ENO AA:07

CA AA:13

GLU+ AA:08

jola Enkering ENK 1 2
PGI DD:01 DF:10 EF:02 FF:21

PGM AA:08 AG:10 AH:02 CC:01 GG:06 HH:02

HK AB:01 BB:19 BC:04

MDH-1 AA:01 AB:07 BB:25

MDH-2 AD:09 DD:24

GOT-1 AA:02 AB:10 BB:20

GOT-2 DD:32

GPT CD:02 DD:09 DE:17 EE:06

MPI BB:01 BC:06 CC:27

ACON1 BB:02 BC:04 CC:28

ACON2 DD:02 DF:07 FF:24

6PGDH BB:34

IDH-1 AA:27 AB:02 AD:03 BB:02

IDH-2 BB:34

ME AA:34

TPI CC:16

LAP-4 AA:34

PK AA:05

AK AA:04

FUM AA:12

GO+ AA:10

GO- AA:07

GA3PD AA:06

ALD AA:06

GD AA:11

AO AA:06

ENO AA:06

CA AA:18

GLU+ AA:08

jola Boehming BOEH 1 2
PGI DF:01 FF:16

PGM AA:03 AE:01 AG:07 CC:01 EG:02 GG:03

HK BB:12 BC:04

MDH-1 AA:01 AB:06 BB:08

MDH-2 AD:05 DD:12

GOT-1 AB:07 BB:10

GOT-2 DD:17

GPT DD:08 DE:06 EE:03

MPI BB:01 BC:01 CC:13

ACON1 CC:10

ACON2 DD:02 DE:01 DF:05 FF:08

6PGDH BB:17

IDH-1 AA:16 AB:01

IDH-2 BB:17

ME AA:17

TPI BC:02 CC:15

LAP-4 AA:17

PK AA:05

AK AA:07

FUM AA:07

GO+ AA:06

GO- AA:09

GA3PD AA:15

ALD AA:08

GD AA:11

AO AA:07

ENO AA:07

CA AA:06

GLU+ AA:11

jola Gungolding GGD 1 2
PGI CD:03 CF:05 DD:01 DF:08 FF:13

PGM AA:09 AE:05 AG:09 EE:02 GG:05

HK BB:18 BC:10 CC:01

MDH-1 AA:01 AB:09 BB:16

MDH-2 DD:26

GOT-1 AA:03 AB:06 BB:21

GOT-2 DD:30

GPT DD:05 DE:14 EE:11

MPI CC:13

ACON1 BC:02 CC:28

ACON2 DD:05 DF:05 FF:16

6PGDH BB:13

IDH-1 AA:24 AB:04 AD:01 DD:01

IDH-2 BB:12

ME AA:29

TPI CC:16

LAP-4 AA:26

PK AA:03

AK AA:07

FUM AA:07

GO+ AA:09

GO- AA:07

GA3PD AA:05

ALD AA:06

GD AA:10

AO AA:09

ENO AA:03

CA AA:03

GLU+ AA:07

jola Altdorf ALT 1 2
PGI CF:01 DD:02 DF:05 FF:14

PGM AA:08 AG:11 CG:01 DG:01 GG:01

HK BB:17 BC:05

MDH-1 AA:01 AB:04 BB:16 EE:01

MDH-2 AD:03 DD:18 DE:01

GOT-1 AA:02 AB:05 BB:15

GOT-2 DD:22

GPT DD:14 DE:03 EE:05

MPI AA:01 BB:03 BC:01 CC:06

ACON1 BB:01 CC:14

ACON2 DE:01 DF:03 FF:03

6PGDH BB:20

IDH-1 AA:18 AB:01 AC:02 CC:01

IDH-2 BB:21

ME AA:22

TPI CC:22

LAP-4 AA:22

PK AA:11

AK AA:07

FUM AA:08

GO+ AA:05

GO- AA:07

GA3PD AA:14

ALD AA:07

GD AA:06

AO AA:08

ENO AA:10

CA AA:05

GLU+ AA:05

jola Morsbach MOR 1 2
PGI CC:01 CF:03 DD:04 DF:06 FF:29

PGM AA:15 AC:01 AE:01 AG:11 EE:04 EG:02 GG:09

HK AB:01 BB:30 BC:11 CC:01

MDH-1 AA:04 AB:11 BB:28

MDH-2 AD:01 DD:41

GOT-1 AB:08 BB:25

GOT-2 DD:33

GPT CD:02 DD:26 DE:12 EE:02

MPI BB:01 BC:01 CC:16

ACON1 BC:03 CC:37

ACON2 BF:01 DD:08 DE:01 DF:08 EE:02 FF:06

6PGDH BB:30

IDH-1 AA:35 AB:04 AC:01 BB:03

IDH-2 BB:29

ME AA:42

TPI CC:22

LAP-4 AA:33

PK AA:07

AK AA:09

FUM AA:06

GO+ AA:05

GO- AA:10

GA3PD AA:02

ALD AA:05

GD AA:04

AO AA:04

ENO AA:07

CA AA:06

GLU+ AA:09

jola Eichstaett EIC 1 2
PGI DD:05 DF:14 FF:22 FH:01

PGM AA:20 AG:15 GG:07

HK AB:01 BB:23 BC:16 CC:01

MDH-1 AA:01 AB:09 BB:32

MDH-2 AD:07 DD:35

GOT-1 AA:04 AB:07 BB:30

GOT-2 DD:42

GPT CD:02 DD:20 DE:12 EE:08

MPI BB:01 BC:04 CC:26 DD:01

ACON1 BC:02 CC:33

ACON2 BB:01 CF:01 DD:01 DF:07 FF:25 FG:01

6PGDH BB:26

IDH-1 AA:31 AB:04 BB:06 CC:01

IDH-2 BB:28

ME AA:30 AB:05 BB:02

TPI AC:01 CC:22

LAP-4 AA:28

PK AA:04

AK AA:06

FUM AA:09

GO+ AA:11

GO- AA:08

GA3PD AA:05

ALD AA:07

GD AA:07

AO AA:07

ENO AA:07

CA AA:02

GLU+ AA:08

jola Dollnstein DOL 1 2

PGI DD:03 DF:07 FF:11

PGM AA:09 AG:12

HK BB:16 BC:04 CC:01

MDH-1 AB:03 BB:17

MDH-2 AD:01 DD:18

GOT-1 AA:01 AB:04 BB:15

GOT-2 DD:20

GPT CE:01 DD:05 DE:13 EE:02

MPI BB:02 BC:03 CC:14

ACON1 CC:21

ACON2 DD:01 DF:06 EF:01 FF:11

6PGDH BB:20

IDH-1 AA:19 AB:01 BB:01

IDH-2 BB:21

ME AA:21

TPI CC:21

LAP-4 AA:10

PK AA:07

AK AA:05

FUM AA:06

GO+ AA:08

GO- AA:06

GA3PD AA:05

ALD AA:09

GD AA:04

AO AA:11

ENO AA:07

CA AA:09

GLU+ AA:05

jola Esslingen ESS 1 2
PGI DD:02 DF:09 FF:10

PGM AA:12 AB:01 AE:01 AG:05 AH:01 BG:01

HK BB:16 BC:03 CC:02

MDH-1 AB:04 BB:14

MDH-2 AD:04 DD:15

GOT-1 BB:21

GOT-2 DD:21

GPT CE:01 DD:09 DE:09 EE:02

MPI BB:01 BC:05 CC:12 DD:01

ACON1 CC:12

ACON2 BD:01 CF:01 DD:01 DF:01 EE:02 FF:07

6PGDH BB:20

IDH-1 AA:14 AB:03 BB:03

IDH-2 BB:21

ME AA:21

TPI CC:20

LAP-4 AA:21

PK AA:08

AK AA:08

FUM AA:07

GO+ AA:05

GO- AA:10

GA3PD AA:11

ALD AA:03

GD AA:05

AO AA:07

ENO AA:07

CA AA:03

GLU+ AA:06

rhat Parleithen PAR 2 2
PGI AE:01 CC:13 CE:13 EE:02

PGM AA:01 CC:01 CG:09 CH:01 DG:01 DH:01 EG:02 EH:01 GG:12 GH:01 HH:02

HK AA:01 AB:09 AC:01 BB:19 BC:02

MDH-1 AA:14 AB:17 BB:01

MDH-2 AA:17 AB:04 AC:04 AD:05 BB:01 DD:01

GOT-1 BB:29 BD:02 DD:01

GOT-2 BD:01 DD:31

GPT DD:04 DE:16 DF:03 EE:08

MPI AA:02 BB:08 BC:04 CC:04

ACON1 BB:17 BC:06

ACON2 AB:01 BB:01 BD:03 DD:16 DE:01 DF:01

6PGDH BB:03 BC:04 CC:25

IDH-1 CC:07 CD:12 DD:13

IDH-2 BB:32

ME AA:01 BB:30 BC:01

TPI CC:32

LAP-4 AA:22

PK AA:03

AK AA:03

FUM AA:03

GO+ AA:03

GO- AA:03

GA3PD AA:03

ALD AA:03

GD AA:03

AO AA:03

ENO AA:03

CA AA:03

GLU+ AA:03

rhat Eisenhammer EHA 2 2
PGI CC:15 CE:10 EE:03

PGM AG:03 AH:01 CC:03 CG:02 CH:02 EE:02 EG:03 GG:07 GH:03 HH:02

HK AA:01 AB:03 AC:02 BB:06 BC:01 CC:15

MDH-1 AA:10 AB:12 BB:04 BF:02

MDH-2 AA:14 AB:01 AC:01 AD:11 DD:01

GOT-1 BB:20 BD:07

GOT-2 DD:27

GPT DD:04 DE:15 DF:01 EE:07 EF:01

MPI BB:17 BC:03 CC:01

ACON1 BB:21 BC:07

ACON2 BB:02 BD:04 BE:01 BF:01 CD:02 DD:17 DF:01

6PGDH CC:25

IDH-1 AB:01 AD:03 CD:07 DD:17

IDH-2 BB:28

ME BB:28

TPI CD:01 CC:26

LAP-4 AA:28

PK AA:07

AK AA:05

FUM AA:10

GO+ AA:07

GO- AA:07

GA3PD AA:08

ALD AA:07

GD AA:05

AO AA:03

ENO AA:06

CA AA:07

GLU+ AA:08

rhat Velden/Peg. VEL 2 2
PGI AC:01 CC:18 CD:01 CE:05 CF:01 EE:01

PGM AG:01 CE:01 CH:01 EG:07 GG:18

HK AA:01 AB:07 BB:18 BC:02

MDH-1 AA:11 AB:13 BB:04

MDH-2 AA:15 AB:02 AC:01 AD:08

GOT-1 AB:06 BB:17 BD:04 CC:01

GOT-2 DD:28

GPT CD:01 DD:05 DE:10 EE:12

MPI AA:01 AB:01 BB:13 BC:02 CC:05

ACON1 BB:17 BC:01 CC:01

ACON2 AA:01 AB:01 AC:01 BB:01 BC:02 CC:03 CD:01 DD:02

6PGDH CC:24

IDH-1 AD:03 CC:01 CD:04 DD:20

IDH-2 BB:28

ME BB:18 BC:04 CC:01

TPI AA:02 AC:02 CC:17

LAP-4 AA:28

PK AA:11

AK AA:06

FUM AA:08

GO+ AA:09

GO- AA:11

GA3PD AA:10

ALD AA:06

GD AA:06

AO AA:06

ENO AA:08

CA AA:09

GLU+ AA:10

rhat Lungsdorf LUN 2 2
PGI CC:18 CE:04 EE:01

PGM AG:01 CG:02 EG:07 GG:12 GH:01

HK AB:15 BB:08

MDH-1 AA:11 AB:05 BB:02 CC:01

MDH-2 AA:14 AB:03 AC:01 AD:01

GOT-1 AA:01 BB:11 BD:02

GOT-2 DD:23

GPT DD:02 DE:15 EE:06

MPI AC:02 BB:09 BC:02 CC:07

ACON1 BB:22 BC:01

ACON2 BB:01 BD:01 BE:01 CC:01 CD:02 DD:06 DE:02 EE:02

6PGDH CC:22 DF:01

IDH-1 AC:01 AD:03 CC:03 CD:04 DD:12

IDH-2 BB:11

ME AB:01 BB:22

TPI CC:23

LAP-4 AA:23

PK AA:06

AK AA:05

FUM AA:08

GO+ AA:08

GO- AA:06

GA3PD AA:10

ALD AA:07

GD AA:09

AO AA:06

ENO AA:09

CA AA:02

GLU+ AA:06

rhat Artelshofen ATH 2 2
PGI AC:01 CC:12 CE:04 EE:03

PGM CG:03 CH:01 EE:01 EG:04 GG:11

HK AA:02 AB:09 BB:08 CC:01

MDH-1 AA:06 AB:08 BB:04

MDH-2 AA:13 AC:02

GOT-1 AB:03 BB:13 BD:01

GOT-2 DD:20

GPT DD:04 DE:07 EE:09

MPI AA:01 BB:03 CC:04

ACON1 BB:17 BC:03

ACON2 BB:02 BD:01 DD:08 DE:01 EE:04

6PGDH CC:20

IDH-1 AC:01 AD:04 CC:05 CF:01 DD:07 DF:02

IDH-2 BB:20

ME BB:13 BC:01

TPI CC:07

LAP-4 AA:20

PK AA:05

AK AA:06

FUM AA:06

GO+ AA:05

GO- AA:06

GA3PD AA:03

ALD AA:10

GD AA:07

AO AA:08

ENO AA:09

CA AA:20

GLU+ AA:07

rhat Pottenstein POT 2 2
PGI CC:14 CE:11 CF:04 EE:04

PGM CG:05 EG:05 GG:22 GH:01

HK AA:04 AB:10 BB:11

MDH-1 AA:11 AB:10 BB:11

MDH-2 AA:18 AB:04 AC:04 AD:05 BB:01 CD:01

GOT-1 AB:06 BB:23 BD:03 DD:01

GOT-2 DD:32 DF:01

GPT DD:04 DE:17 EE:12

MPI BB:08 BC:01 CC:06

ACON1 BB:24 BC:01

ACON2 BB:02 BC:01 BD:03 BE:01 CC:01 CD:01 DD:09 EE:05 FF:08

6PGDH CC:33

IDH-1 AA:01 AC:01 AD:08 BD:01 CC:01 CD:04 CF:01 DD:16

IDH-2 BB:33

ME AB:01 BB:30 BC:02

TPI CC:26

LAP-4 AA:33

PK AA:11

AK AA:09

FUM AA:03

GO+ AA:12

GO- AA:10

GA3PD AA:08

ALD AA:04

GD AA:06

AO AA:09

ENO AA:07

CA AA:33

GLU+ AA:07

rhat Hasslach HAS 2 2
PGI AF:01 CC:11 CE:04 CF:03

PGM CC:01 CE:01 CG:03 EG:03 GG:13

HK AA:02 AB:01 BB:16

MDH-1 AA:02 AB:11 BB:04

MDH-2 AA:15 AB:01 AC:02 AD:01 BB:01

GOT-1 AA:01 AB:03 BB:10 BD:06

GOT-2 CC:03 CD:07 DD:10

GPT DD:03 DE:12 EE:05

MPI AB:01 BB:07 BC:01 CC:03

ACON1 BB:17 BC:02

ACON2 BD:03 CD:03 DD:11

6PGDH CC:21

IDH-1 AA:03 AD:03 CC:02 CF:02 DD:09 FF:01

IDH-2 BB:21

ME BB:19 CC:01

TPI CC:10

LAP-4 AA:21

PK AA:06

AK AA:07

FUM AA:08

GO+ AA:11

GO- AA:08

GA3PD AA:08

ALD AA:11

GD AA:06

AO AA:08

ENO AA:06

CA AA:06

GLU+ AA:11

rhat Lauterhofen LAU 2 2
PGI CC:09 CE:07 CF:02 EE:04

PGM AG:01 BE:01 CG:05 EG:02 GG:11 GH:02

HK AB:04 AC:01 BB:06 BC:02 CC:09

MDH-1 AA:09 AB:09 BB:01 BC:01

MDH-2 AA:12 AB:02 AC:01 AD:07

GOT-1 AD:01 BB:17 BD:04

GOT-2 DD:22

GPT DD:05 DE:12 DF:01 EE:04

MPI AA:02 AC:02 BB:07 BC:04 CC:02

ACON1 BB:17 BC:05

ACON2 AD:01 BB:01 BD:01 BE:01 BF:02 CD:01 DD:09 DE:01 DF:01 FF:04

6PGDH CC:22

IDH-1 AC:01 AD:07 CD:03 DD:11

IDH-2 BB:20

ME BB:18 BC:02 CC:02

TPI CC:09

LAP-4 AA:22

PK AA:07

AK AA:11

FUM AA:06

GO+ AA:05

GO- AA:03

GA3PD AA:09

ALD AA:03

GD AA:03

AO AA:03

ENO AA:04

CA AA:09

GLU+ AA:12

angt Seewaldsee SEE 2 3
PGI AC:08 BC:01 CC:31 EE:01

PGM AG:05 BB:02 BG:05 CC:01 CG:04 EE:02 GG:19 GI:02

HK AB:01 BB:36 BC:02 CC:02

MDH-1 AA:10 AB:20 BB:11

MDH-2 AA:37 AB:01 AD:01 DD:01 GG:01

GOT-1 BB:23 BC:10 CC:08

GOT-2 CC:01 DD:39 FF:01

GPT CC:02 CD:07 CE:01 DD:16 DE:13 EE:06

MPI AA:01 AB:01 BB:12 BC:02 CC:16 DD:01

ACON1 BB:20 BC:19 CC:01 CD:01

ACON2 BB:15 BD:16 BE:01 DD:09

6PGDH CC:39 FF:01

IDH-1 AA:01 AD:20 CC:02 CD:06 CF:01 DD:10 DF:01

IDH-2 BB:41

ME AA:06 BB:32 BC:01 CC:02

TPI CC:34

LAP-4 AA:41

PK AA:10

AK AA:03

FUM AA:09

GO+ AA:07

GO- AA:05

GA3PD AA:11

ALD AA:08

GD AA:11

AO AA:08

ENO AA:08

CA AA:07

GLU+ AA:04

ang St.Egyden STE 2 4
PGI AC:07 AE:02 CC:16 CE:02 CF:03 EE:01 EF:02

PGM BC:01 BG:01 CC:06 CE:01 CG:07 EE:02 EG:03 GG:12

HK BB:33

MDH-1 AA:04 AB:07 BB:22

MDH-2 AA:21 AB:05 AD:02 AI:01 BB:01 DD:01 DI:01 GG:01

GOT-1 BB:24 BC:04 CC:01

GOT-2 BD:01 DD:28

GPT CD:01 CE:01 DD:08 DE:12 EE:10

MPI BB:10 BC:03 CC:05

ACON1 BB:09 BC:07 CC:04

ACON2 BB:05 BD:06 CC:01 CD:02 DD:07 DE:03 EE:02

6PGDH AC:02 CC:20

IDH-1 AC:01 AD:02 CC:06 CD:09 DD:12

IDH-2 BB:23

ME AB:02 BB:27 BC:01

TPI CC:25

LAP-4 AA:27

PK AA:07

AK AA:07

FUM AA:07

GO+ AA:07

GO- AA:07

GA3PD AA:07

ALD AA:07

GD AA:07

AO AA:16

ENO AA:07

CA AA:01

GLU+ AA:07

ang Bucova BUV 2 4
PGI AC:02 AE:02 AF:01 CC:14 CE:02 CF:08 EF:01

PGM CC:01 CE:02 CG:12 CH:01 DD:01 EG:04 GG:08 HH:01

HK BB:29 BC:01

MDH-1 AB:04 BB:15

MDH-2 AA:19 AB:05 AC:02 AD:01 BD:01 DD:01

GOT-1 BB:30

GOT-2 DD:30

GPT CD:01 CF:01 DD:12 DE:13 EE:01 EF:01 FF:01

MPI BB:27 BC:02 CC:01

ACON1 BB:24 BC:05 CC:01

ACON2 BB:01 BD:05 CD:01 DD:16 DE:01 DF:02 EE:01 FF:01

6PGDH CC:29

IDH-1 AD:04 CC:05 CD:04 DD:15 DF:01

IDH-2 BB:29

ME BB:29

TPI CC:30

LAP-4 AA:30

PK AA:05

AK AA:08

FUM AA:03

GO+ AA:04

GO- AA:11

GA3PD AA:08

ALD AA:07

GD AA:08

AO AA:05

ENO AA:06

CA AA:06

GLU+ AA:04

ang Trystin TRS 2 4
PGI AA:02 AC:03 CC:08 CD:01 CE:05 CF:03 DF:01 EE:01 EF:01

PGM BG:02 CC:02 CE:02 CG:10 EG:01 GG:07

HK AB:01 BB:24

MDH-1 AB:06 BB:18

MDH-2 AA:18 AC:05 BC:01

GOT-1 BB:24 BC:01

GOT-2 DD:25

GPT CD:01 DD:09 DE:10 EE:05

MPI AA:01 BB:18 BC:01 CC:02

ACON1 AB:02 BB:16 BC:06 BD:01

ACON2 BC:01 BD:04 CC:02 CD:01 CE:01 DD:12 DE:03

6PGDH CC:22 CF:01

IDH-1 AD:06 CC:03 CD:05 DD:11

IDH-2 BB:23 BC:02

ME BB:24 BC:01

TPI CC:09

LAP-4 AA:25

PK AA:09

AK AA:07

FUM AA:10

GO+ AA:04

GO- AA:05

GA3PD AA:09

ALD AA:06

GD AA:11

AO AA:11

ENO AA:09

CA AA:05

GLU+ AA:09

occ Dompierre DOM 1 4
PGI CF:01 FF:37 FG:06

PGM AA:06 AC:02 AF:19 DF:02 FF:12 II:01

HK BB:43 BC:01

MDH-1 AB:04 BB:40

MDH-2 DD:42 DE:02

GOT-1 BB:40

GOT-2 DD:45

GPT BD:02 CD:04 CE:01 DD:34 DE:01 EE:02

MPI BB:14 BC:03 CC:09

ACON1 BB:42 BC:02

ACON2 BB:02 BC:05 BD:02 BF:02 CC:13 CE:03 CF:01 DD:06 DF:02 EE:03

6PGDH BB:13 BC:03 CC:06

IDH-1 AA:41 DE:01

IDH-2 BB:26

ME AA:42

TPI CC:36

LAP-4 AA:30

PK AA:06

AK AA:10

FUM AA:07

GO+ AA:03

GO- AA:11

GA3PD AA:07

ALD AA:12

GD AA:08

AO AA:06

ENO AA:09

CA AA:05

GLU+ AA:03

cpyr C.Santigosa CDS 1 3
PGI DD:01 FF:46 FG:02

PGM AA:01 AF:03 CC:01 CF:03 FF:47

HK AB:01 BB:30 BC:02

MDH-1 AB:02 BB:51

MDH-2 DD:54 DE:02

GOT-1 AA:01 BB:55

GOT-2 DD:53 DF:03

GPT CD:05 DD:44 DE:03

MPI BB:25 BC:21 CC:10

ACON1 BB:37 BC:03

ACON2 BB:12 BC:14 CC:16 CD:01 CE:01

6PGDH BC:02 CC:53

IDH-1 AA:46 AB:03 BB:06

IDH-2 AB:01 BB:53 BC:01

ME AA:53 AC:02 DD:01

TPI BB:01 CC:41

LAP-4 AA:45

PK AA:10

AK AA:10

FUM AA:10

GO+ AA:10

GO- AA:10

GA3PD AA:10

ALD AA:10

GD AA:10

AO AA:10

ENO AA:03

CA AA:27

GLU+ AA:07

tila Interneppo INT 3 1
PGI FF:15

PGM FF:12 FI:02 II:02

HK BB:10 BC:01

MDH-1 BB:10

MDH-2 DD:08 DE:05

GOT-1 AB:04 BB:07

GOT-2 CC:11 CD:03 CE:02

GPT BD:01 CC:02 CD:05 CE:01 DD:02 DE:01 DF:01

MPI BB:12

ACON1 BB:03 BC:06 CC:04

ACON2 BD:02 CC:01 CD:01 DD:07 DE:01 EE:02

```
6PGDH  BB:02 BC:01 CC:09

IDH-1  AA:08 AB:05

IDH-2  BB:12

ME     AA:13 AB:01

TPI    BC:02 CC:14

LAP-4  AA:16

PK     AA:15

AK     AA:08

FUM    AA:15

GO+    AA:10

GO-    AA:10

GA3PD  AA:02

ALD    AA:06

GD     AA:16

AO     AA:16

ENO    AA:04

CA     AA:09

GLU+   AA:02

tila Monte Prat MTP       3   1
PGI    BF:02 CF:01 FF:64 FH:04

PGM    AA:03 AF:03 DF:05 EF:01 FF:44 FI:14

HK     AB:01 BB:68 BC:01 CC:01

MDH-1  AD:01 BB:65 BD:03 DD:02

MDH-2  AD:03 DD:42 DE:20 EE:03

GOT-1  AA:04 AB:16 AD:01 BB:50

GOT-2  AC:01 CC:46 CD:17 CE:02 CF:02 DD:01
DE:01 DF:01

GPT    AB:01 AD:01 BB:02 BC:05 BD:05 BE:04 CC:14
CD:20 CE:10 CF:01 DD:04
       DE:02 EE:02
MPI    AA:01 AB:04 BB:43 BC:03 CC:01

ACON1  BB:21 BC:26 CC:15

ACON2  AC:01 AE:01 BC:01 BD:02 CC:03 CD:03
CE:01 DD:34 DE:08 DF:01 EE:07

6PGDH  CC:59 CE:01

IDH-1  AA:58 AB:05 AD:07 DD:01

IDH-2  BB:71

ME     AA:64 AB:04 BB:01 BC:02

TPI    BB:02 BC:01 CC:66

LAP-4  AA:71

PK     AA:12

AK     AA:12

FUM    AA:12

GO+    AA:12

GO-    AA:19

GA3PD  AA:20

ALD    AA:23

GD     AA:19

AO     AA:14

ENO    AA:09

CA     AA:11

GLU+   AA:03

END;

SToP VARIAB:
FULLOUT,HTYPE=1,PCRIT=1;
END;

SToP HDYWBG:
YATES;
LEVENE,EXACTP:
END;

SToP SIMDIS:
NEI;
END;

SToP COEFOUT:
ABOVE=1,BELOW=2;
END;

SToP HIERARCHY:
NLEVEL=2;
SEMISPEC
SUBSPECIES
POPULATION

HIPPO
  jurassica
  jurassicol
  centropyr
  occident
ANGELICAE
  carolimagn
  rhatisbon
  angelicotr
  angelicae
TRANSALPIN
  tilaventa
END;
```

Tab. 13: F-Statistiken einzelner Allele im *Z. transalpina*-Komplex

<u>Erläuterung:</u> ++bedeutet P<0,1;*bedeutet P<0,05;**bedeutet P<0,01;***bedeutet P<0,001. Nicht gekennzeichnete Werte sind nicht signifikant. Die mit dem * gekennzeichneten F-Werte und Stichprobenumfänge n beziehen sich auf 13 polymorphe Loci (ohne 6PgDh, Mpi und Me).

Allele i	n(i)	$F_{IS}(i)$	n(i)*	$F_{IS}(i)$*	$F_{IT}(i)$	$F_{ST}(i)$
Pgi-A		0,036			0,114***	0,081***
Pgi-B		-0,013			-0,001	0,012
Pgi-C		0,11**			0,579***	0,527***
Pgi-D		0,177***			0,326***	0,181***
Pgi-E		0,12***			0,238***	0,133***
Pgi-F		0,155***			0,724***	0,673***
Pgi-G		-0,061*			-0,002	0,055***
Pgi-H		-0,024			-0,001	0,022++
Locus Pgi	**1159**	**0,127*****	**741**	**0,106**	**0,552*****	**0,487*****
Pgm-A		0,167***			0,618***	0,541***
Pgm-B		0,106***			0,155***	0,056***
Pgm-C		0,079**			0,218***	0,151***
Pgm-D		0,203***			0,224***	0,026**
Pgm-E		0,135***			0,186***	0,059***
Pgm-F		0,177***			0,807***	0,765***
Pgm-G		0,085**			0,344***	0,283***
Pgm-H		0,218***			0,309***	0,116***
Pgm-I		0,323***			0,404***	0,12***
Pgm-J		-0,007				0,007
Locus Pgm	**1165**	**0,125*****	**747**	**0,08**	**0,435*****	**0,355*****
Hk-A		0,109***			0,254***	0,163***
Hk-B		0,131***			0,32***	0,217***
Hk-C		0,238***			0,458***	0,288***
Locus Hk	**1091**	**0,153*****	**694**	**0,157**	**0,342*****	**0,224*****
Mdh1-A		0,031			0,286***	0,263***
Mdh1-B		0,025			0,284***	0,265***
Mdh1-C		0,663***			0,677***	0,042***
Mdh1-D		0,47***			0,499***	0,055***
Mdh1-E		1,0***			1,0***	0,044***
Mdh1-F		-0,037			-0,001	0,035***
Locus Mdh1	**1102**	**0,038**	**704**	**0,016**	**0,289*****	**0,261*****

Allele i	n(i)	$F_{IS}(i)$	n(i)*	$F_{IS}(i)$*	$F_{IT}(i)$	$F_{ST}(i)$
Mdh2-A		0,083**			0,603***	0,567***
Mdh2-B		0,131***			0,192***	0,07***
Mdh2-C		0,016			0,084**	0,069***
Mdh2-D		0,136***			0,715***	0,67***
Mdh2-E		-0,081**			0,085**	0,153***
Mdh2-G		1,0***			1,0***	0,026**
Mdh2-I		-0,031			-0,001	0,029***
Locus Mdh2	**1138**	**0,096****	**721**	**0,003**	**0,599*****	**0,556*****
Got1-A		0,076*			0,165***	0,096***
Got1-B		0,086**			0,164***	0,085***
Got1-C		0,419***			0,551***	0,227***
Got1-D		-0,028			0,038	0,064***
Locus Got1	**1093**	**0,086****	**707**	**0,083**	**0,172*****	**0,095*****
Got2-A		-0,007				0,007
Got2-B		-0,016			-0,001	0,014
Got2-C		0,086**			0,736***	0,712***
Got2-D		0,125***			0,759***	0,725***
Got2-E		-0,055**			-0,002	0,05***
Got2-F		0,262***			0,277***	0,02
Locus Got2	**1150**	**0,101*****	**746**	**0,036**	**0,714*****	**0,682*****
Gpt-A		-0,014				0,014
Gpt-B		0,04			0,122***	0,085***
Gpt-C		0,016			0,276***	0,264***
Gpt-D		-0,012			0,144***	0,154***
Gpt-E		0,016			0,19***	0,177***
Gpt-F		0,153***			0,184***	0,036***
Gpt-H		-0,014				0,014
Locus Gpt	**1161**	**0,006**	**737**	**0,003**	**0,173*****	**0,169*****
Mpi-A		0,602***			0,651***	0,123***
Mpi-B		0,55***			0,676***	0,28***
Mpi-C		0,579***			0,698***	0,281***
Mpi-D		1,0***			1,0***	0,038***
Locus Mpi	**914**	**0,572*****	**568**	**0,556**	**0,685*****	**0,263*****
Acon1-A		-0,042			-0,001	0,039***
Acon1-B		0,126***			0,575***	0,514***
Acon1-C		0,126***			0,58***	0,519***
Acon1-D		-0,017			-0,001	0,016
Acon1-E		1,0***			1,0***	0,016
Loc. Acon1	**1067**	**0,127*****	**666**	**0,074**	**0,576*****	**0,514*****

Allele i	n(i)	$F_{IS}(i)$	n(i)*	$F_{IS}(i)$*	$F_{IT}(i)$	$F_{ST}(i)$
Acon2-A		0,325***			0,379***	0,08***
Acon2-B		0,186***			0,426***	0,294***
Acon2-C		0,341***			0,486***	0,22***
Acon2-D		0,292***			0,43***	0,196***
Acon2-E		0,517***			0,562***	0,093***
Acon2-F		0,394***			0,703***	0,511***
Acon2-G		-0,014				0,014
Acon2-H		0,658***			0,666***	0,025
Loc. Acon2	**997**	**0,315*****	**627**	**0,292**	**0,504*****	**0,277*****
6Pgdh-A		-0,048			-0,001	0,044***
6Pgdh-B		0,697***			0,954***	0,85***
6Pgdh-B		0,663***			0,944***	0,833***
6Pgdh-D		0,388***			0,399***	0,018
6Pgdh-E		-0,018			-0,001	0,016
6Pgdh-F		0,35***			0,364***	0,021
Locus 6Pgdh	**1029**	**0,651*****	**634**	**0,505**	**0,942*****	**0,833*****
Idh1-A		0,252***			0,678***	0,57***
Idh1-B		0,426***			0,481***	0,096***
Idh1-C		0,41***			0,499***	0,15***
Idh1-D		0,234***			0,601***	0,479***
Idh1-E		-0,012				0,012
Idh1-F		0,143***			0,196***	0,062***
Locus Idh1	**1160**	**0,294*****	**740**	**0,276**	**0,606*****	**0,442*****
Idh2-A		-0,027			-0,001	0,025
Idh2-B		-0,034			-0,002	0,03**
Idh2-C		-0,035			-0,001	0,033***
Locus Idh2	**1036**	**-0,033**	**651**	**-0,033**	**-0,02**	**0,03****
Me-A		0,665***			0,938***	0,815***
Me-B		0,515***			0,878***	0,749***
Me-C		0,309***			0,358***	0,071***
Me-D		0,294***			0,308***	0,021
Locus Me	**1140**	**0,529*****	**725**	**0,329**	**0,881*****	**0,746*****
Tpi-A		0,712***			0,751***	0,137***
Tpi-B		0,198***			0,23***	0,04***
Tpi-C		0,553***			0,594***	0,093***
Tpi-D		-0,017			-0,001	0,016
Locus Tpi	**892**	**0,53*****	**558**	**0,525**	**0,576*****	**0,097*****
Mittelwerte		**0,214*****		**0,177*****	**0,543*****	**0,419*****

Koeff. der genetischen Diversität (NEI): $G_{ST}=H_S/H_T$ = 0,37691, mit H_S=0,25467 und H_T=0,43831

Tab. 14: Inzuchtkoeffizienten F_{IS}(ik) ausgewählter Populationen des *Z. transalpina*-Komplexes

Erläuterung: Ausgewählt wurden Populationen in der Nähe der Kontaktzonen (GAM, HIM, RZB, KIK, KIR, KAZ, ENK) und solche des Kernareals (PAR, POT, SEE). Die Populationen Katzental, Enkering, Parleithen, Pottenstein und Seewaldsee sind am Locus Triosephosphat-Isomerase (Tpi) monomorph, diejenigen der Populationen Gambach, Himmelstadt, Retzbach, Kinding, Katzental und Enkering am Locus Glutamatoxalacetat-Transaminase (Got).

++ P < 0,1; * P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001; monom. = Locus ist monomorph

Population k	Gambach	Himmelstd.	Retzbach	Kinding (ang)	Kinding (hip)
Abkz.	GAM	HIM	RZB	KIK	KIR
Pgi-A				-0,008	-0,011
Pgi-B					
Pgi-C	0,357**	-0,22		0,206	0,621***
Pgi-D					0,179
Pgi-E	0,353**	-0,087		0,04	0,182
Pgi-F	0,562***	-0,111		0,782***	0,458**
F_{IS}(k)	**0,449*** **	**-0,157**	monom.	**0,238++**	**0,395** **
Pgm-A	0,389**		0,092	0,5***	0,583***
Pgm-B		-0,02		-0,034	
Pgm-C	-0,14	0,143	-0,095	0,002	0,367*
Pgm-E	-0,062	0,107		0,164	-0,055
Pgm-F					-0,011
Pgm-G	0,249*	0,199	-0,095	0,147	0,381**
Pgm-H				-0,184	-0,055
Pgm-I				-0,017	-0,011
Pgm-J	-0,007				
F_{IS}(k)	**0.207++**	**0,153**	**-0,006**	**0,091**	**0,379** **
Hk-A	0,197	0,265	-0,07	0,088	0,776***
Hk-B	0,197	0,265	-0,07	0,088	0,084
Hk-C					-0,099
F_{IS}(k)	**0,197**	**0.265**	**-0,07**	**0,088**	**0,166**
Mdh1-A	0,073	-0,002	-0,014	0,176	-0,015
Mdh1-B	0,073	-0,002	-0,014	0,176	-0,015
F_{IS}(k)	**0,073**	**-0,002**	**-0,014**	**0,176**	**-0,015**
Mdh2-A	0,459***	-0,091	-0,098	0,476***	0,378**
Mdh2-C	0,309**	-0,067	-0,011	-0,026	-0,011
Mdh2-D	0,658***	-0,021	-0,111	0,489***	0,39**
Mdh2-E					-0,011
F_{IS}(k)	**0,527*** **	**-0,073**	**-0,099**	**0,453*** **	**0,368** **
Got1-A	-0,057	-0,103		-0,034	-0,05
Got1-B	-0,111	-0,159		-0,045	0,028
Got1-D	-0,048	-0,02		-0,011	-0,079

Fortsetzung

Tab. 14

$F_{IS}(k)$	**-0,081**	**-0,127**		**-0,037**	**-0,018**
Gpt-B	-0,007		-0,011	-0,008	
Gpt-C				-0,008	
Gpt-D	0,211**	0,026	0,007	-0,139	-0,149
Gpt-E	0,215**	0,026	0,035	-0,073	-0,185
Gpt-F	-0,007			-0,034	-0,011
$F_{IS}(k)$	**0,207****	**0,026**	**0,019**	**-0,097**	**-0,164**
Mpi-A	0,515**	0,521*	-0,012	0,655***	
Mpi-B	0,327*	0,482*	0,228	0,434***	0,8***
Mpi-C	0,253*	0,904***	0,298	0,379**	0,8***
$F_{IS}(k)$	**0,329***	**0,65****	**0,256**	**0,457*****	**0,8*****
Acon1-B	0,289*	-0,042	0,044	0,159	0,567***
Acon1-C	0,289*	-0,042	0,044	0,133	0,567***
Acon1-E				1,0***	
$F_{IS}(k)$	**0,289***	**-0,042**	**0,044**	**0,178**	**0,567*****
Acon2-A	1,0***	0,333**		-0,01	
Acon2-B	0,173	-0,104	-0,085	0,777***	0,655***
Acon2-C	-0,035	-0,064	-0,038	0,645***	1,0***
Acon2-D	0,281*	-0,049	-0,093	0,772***	0,427**
Acon2-E	0,373**			0,693***	0,806***
Acon2-F	-0,017			0,789***	0,546***
Acon2-H	0,658***				
$F_{IS}(k)$	**0,258***	**-0,012**	**-0,085**	**0,731*****	**0,585*****
6Pgdh-B	0,691***		1,0***	0,761***	0,288*
6Pgdh-C	0,686***	-0,021	1,0***	0,761***	0,288*
6Pgdh-D	1,0***				
6Pgdh-E		-0,021			
$F_{IS}(k)$	**0,698*****	**-0,021**	**1,0*****	**0,761*****	**0,288***
Idh1-A	0,461***	-0,087	-0,045	0,567***	0,751***
Idh1-B		1,0***	-0,034		
Idh1-C	0,341***			0,649***	0,789***
Idh1-D	0,399***	0,242	-0,011	0,555***	0,664***
$F_{IS}(k)$	**0,41*****	**0,265**	**-0,037**	**0,574*****	**0,719*****
Me-A	0,716***	1,0***	0,225	0,803***	0,684***
Me-B	0,626***	1,0***	0,225	0,497***	0,778***
Me-C	-0,022			0,292*	-0,011
Me-D				-0,03	-0,011
$F_{IS}(k)$	**0,643*****	**1,0*****	**0,225**	**0,584*****	**0,692*****
Tpi-A	0,63***				
Tpi-B			-0,012		
Tpi-C	0,63***		-0,012		
$F_{IS}(k)$	**0,63*****	monom.	**-0,012**	monom.	monom.

Population k	Katzental	Enkering	Parleithen	Pottenstein	Seewaldsee
Abkz.	KAZ	ENK	PAR	POT	SEE
Pgi-A			-0,018		-0,108
Pgi-B					-0,012
Pgi-C	0,187		-0,018	-0,001	0,055
Pgi-D	0,633***	-0,012			
Pgi-E	-0,158	-0,03	-0,128	0,187	1,0***
Pgi-F	0,468**	-0,079		-0,065	
$F_{IS}(k)$	**0,214**	**-0,046**	**-0,07**	**0,07**	**0,086**
Pgm-A	0,717***	0,171	1,0***		-0,067
Pgm-B					0,374**
Pgm-C	0,47**	1,0***	-0,026	-0,082	0,279**
Pgm-D			-0,032		
Pgm-E	0,195		-0,049	-0,082	1,0***
Pgm-G	0,239	0,268	0,167	-0,2	0,088
Pgm-H	0,456**	0,628***	0,429*	-0,015	
Pgm-I					-0,026
$F_{IS}(k)$	**0,396***	**0,323****	**0,181**	**-0,134**	**0,229**
Hk-A	0,205	-0,021	-0,026	0,132	-0,012
Hk-B	0,158	-0,116	0,042	0,132	0,531***
Hk-C	-0,014	-0,091	-0,049		0,64***
$F_{IS}(k)$	**0,175**	**-0,096**	**0,004**	**0,132**	**0,537*****
Mdh1-A	0,209	0,099	-0,273	0,375*	0,024
Mdh1-B	0,209	0,099	-0,273	0,375*	0,024
$F_{IS}(k)$	**0,209**	**0,099**	**-0,273**	**0,375***	**0,024**
Mdh2-A	0,2	-0,158	-0,041	-0,03	0,64***
Mdh2-B	0,095		0,264	0,267	-0,012
Mdh2-C			-0,067	-0,082	
Mdh2-D	0,437*	-0,158	0,198	-0,1	0,654***
Mdh2-G					1,0***
$F_{IS}(k)$	**0,277**	**-0,158**	**0,068**	**0,005**	**0,649*****
Got1-A		0,086		-0,1	
Got1-B		0,086	0,467**	0,018	0,437**
Got1-C					0,437**
Got1-D			0,467**	0,351*	
$F_{IS}(k)$	monom.	**0,086**	**0,467****	**0,065**	**0,437****
Got2-B			-0,016		
Got2-C					1,0***
Got2-D			-0,016	-0,015	1,0***
Got2-F				-0,015	1,0***

Fortsetzung

Tab. 14

$F_{IS}(k)$	**monom.**	**monom.**	**-0,016**	**-0,015**	**1,0*** **
Gpt-C		-0,03			0,231
Gpt-D	0,178	-0,126	-0,247	-0,095	0,089
Gpt-E	0,218	-0,022	-0,033	-0,095	0,243
Gpt-F	0,469*		-0,051		
$F_{IS}(k)$	**0,227**	**-0,072**	**-0,132**	**-0,095**	**0,174**
Mpi-A	1,0***		1,0***		0,651***
Mpi-B	0,723**	0,15	0,55*	0,864***	0,812***
Mpi-C	0,778**	0,15	0,5*	0,864***	0,879***
Mpi-D					1,0***
$F_{IS}(k)$	**0,822*** **	**0,15**	**0,609** **	**0,864*** **	**0,839*** **
Acon1-B	0,496**	0,433*	-0,15	-0,02	-0,148
Acon1-C	0,496**	0,433*	-0,15	-0,02	-0,242
Acon1-D					-0,012
$F_{IS}(k)$	**0,496** **	**0,433* **	**-0,15**	**-0,02**	**-0,189**
Acon2-A	0,457*		-0,022		
Acon2-B	0,48*		0,233	0,35**	0,153
Acon2-C	1,0***			0,466**	
Acon2-D	0,449*	0,236	0,309	0,718***	0,196
Acon2-E	-0,02		-0,022	0,889***	-0,012
Acon2-F	0,405*	0,236	-0,022	1,0***	
$F_{IS}(k)$	**0,462* **	**0,236**	**0,22**	**0,742*** **	**0,17**
6Pgdh-B	1,0***		0,526**		
6Pgdh-C	1,0***		0,526**		1,0***
6Pgdh-F					1,0***
$F_{IS}(k)$	**monom.**	**monom.**	**0,526** **	**monom.**	**1,0*** **
Idh1-A	0,762***	0,36*		0,018	-0,242
Idh1-B	0,466**	0,634***		-0,015	
Idh1-C	0,631***		0,223	0,147	0,265**
Idh1-D	0,676***	-0,046	0,223	0,092	-0,346*
Idh1-F	-0,016			-0,015	-0,025
$F_{IS}(k)$	**0,645*** **	**0,381* **	**0,223**	**0,076**	**-0,176**
Me-A	0,906***		1,0***	-0,015	1,0***
Me-B	0,906***		0,65***	-0,048	0,926***
Me-C			-0,016	-0,031	0,787***
$F_{IS}(k)$	**0,906*** **	**monom.**	**0,654*** **	**-0,037**	**0,93*** **

Overlay-Färbungen und Flüssigfärbungen: Die verwendeten Rezepturen basieren auf Angaben von AYALA (1972), SHAW & PRASAD (1970) und HARRIS & HOPKINSON (1976), wurden aber den jeweiligen Bedürfnissen entsprechend abgeändert.

Aconitase (ACON)		EC 4.2.1.3
Puffer:	0,7 m Tris/HCl pH 8,0	35 ml
Agar:		400 mg
Ionen:	0,5 m $MgCl_2$	0,75 ml
Substrat:	cis-Aconitat	45 mg
	NADP (7,5 mg)	0,75 ml
Färbung:	MTT (0,5 mg)	0,5 ml
	Isocitrat-Dehydrogenase	2 units
	PMS	0,25 ml

Adenylatkinase (AK)		EC 2.7.4.3
Puffer:	0,1 m Tris/HCl pH 8,0	50 ml
Ionen:	0,1 m $MgCl_2$-Lsg.	2 ml
Substrat:	Glucose	100 mg
Cosubstrat:	NADP (15 mg)	1,5 ml
Koppelenzym:	Glucose-6-PDh	10 units
	Hexokinase	10 units
Färbung:	MTT (7 mg)	0,75 ml
	PMS (4 mg)	0,4 ml

Aldolase (ALD)		
Trennpuffer: Tris-Citrat pH 8; Shaw & Prasad V		EC 4.1.2.13
Puffer:	0,1 m Tris/HCl pH 8,0	50 ml
Ionen:	Arsenat-Lsg. (75 mg)	0,5 ml
Substrat:	Fructose-1,6-diphosphat	150 mg
Cosubstrat:	NAD (25 mg)	1,0 ml
Koppelenzym:	Glyceraldehyd-3-PDh	50 units
Färbung:	MTT (10 mg)	1,0 ml
	NBT (15 mg)	0,75 ml
	PMS (2,5 mg)	0,25 ml

Enolase (ENO)		
Trennpuffer: Tris-Maleat pH 7,4; Shaw & Prasad XVIII		EC 4.2.1.11
Puffer:	0,1 m Tris/HCl pH 7,5	30 ml
Agar:		300 mg
Ionen:	0,5 m $MgCl_2$ (40 mg)	0,5 ml
Substrat:	2-phospho-glycerate	25 mg
Cosubstrate:	ADP	50 mg
	$NADH_2$ (red.)	35 mg
Koppelenzyme:	Phosphoglyceratmutase (PGM)	125 units
	Pyruvatkinase (PK)	20 units
	Lactat Dehydrogenase (LDh)	140 units
	(-> 1-2h) UV-Aktivität ! defluoreszierende Banden!	

Fumarase (FUM)		EC 4.2.1.2
Puffer:	0,7 m Tris/HCl pH 8,0	30 ml
	0,1 m Phosphat pH 7,5 (pH-Kontrolle)	
Agar:		300 mg
Ionen:		
Substrat:	Na-fumaric acid	240 mg

Cosubstrat:	NAD (15 mg)	0,75 ml
Koppelenzym:	Malat Dehydrogenase	60 units
Färbung:	MTT (5 mg)	0,5 ml
	PMS (2,5 mg)	0,25 ml
	MLB	0,2 ml

Glucose-6-phosphat Dh (GD)

Trennpuffer: Shaw & Prasad XVIII		EC 1.1.1.49
Puffer:	0,2m Tris/HCl pH 8,0	30 ml
Agar:		300 mg
Ionen:	0,5 m $MgCl_2$	0,2 ml
Substrat:	Glucose-6-phosphat	25 mg
Cosubstrat:	NADP (15 mg)	1,5 ml
Färbung:	MTT (7,5 mg)	0,75 ml
	PMS (5 mg)	0,5 ml
	MLB	0,2 ml

β-D-Glucose-Oxidase (GO-) — EC

Puffer:	0,1 m Citratphosphat pH 7,0	50 ml
Substrat:	D-Glucose	100 mg
Ionen:	0,5 m $MgCl_2$	0,2 ml
Koppelenzym:	Peroxidase (100 units)	1 Spatelspitze!
Färbung:	DCIP	0,25 ml
	MTT	0,25 ml
	3-aminomethylcarbazole	1 Tropfen

α,β-Glucosidasen (GLUC -,+) — EC 3.2.1.21/20

Puffer:	0,1 m Citrat pH 4,0	25 ml
Agar:		250 mg
Substrat:	4-methyl-umbelliferyl-β-D-glucopyranoside	10 mg
	UV-Aktivität (= 266nm); Foto innerhalb 1/2 h (Gelbfilter)!	

Glutamat-Oxalacetat-Transaminase (GOT) — EC 2.6.1.1

Puffer:	0,2 m Tris/HCl pH 8,0	25 ml
Agar:		300 mg
Substrat:	L-Aspartat (zum Lösen im Puffer aufkochen)	160 mg
	α-Ketoglutarat (22 mg)	0,5 ml
Färbung:	Pyridoxal-5'-Phosphat (15 mg)	4 ml
	Fast Blue BB (40 mg)	0,5 ml

Glutamat-Pyruvat-Transaminase (GPT) — EC 2.6.1.2

Puffer:	0,25 m Tris/HCl pH 7,5	25 ml
Agar		300 mg
Substrat:	L-Alanin(zum Lösen in Puffer aufkochen)	600 mg
	α-Ketoglutarat(190 mg)	5 ml
	$NADH_2$	5 mg
Färbung:	D-Lactat-Dehydrogenase(eine Spatelspitze)	70 units

(Nach ca. 30 min sind die Banden unter UV-Licht (366 nm) zu erkennen. Es muß zügig ausgewertet werden, da die Banden stark überfärben. Nach ca. einer Stunde ist das Zymogramm nicht mehr lesbar!).

<u>Glyceraldehydphosphat Dh</u> (GA-3-PDh) — EC 1.2.1.12

Puffer:	0,1 m Tris/HCl pH 7,0	50 ml
Ionen:	0,5 m Arsenat-Lsg. (50 mg)	0,5 ml
	0,5 m $CaCl_2$-Lsg. (Aktivator EDTA)	0,5 ml
Cofaktor:	Na-pyruvat (LDh-Hemmung)	50 mg
Substrat:	0,2 m Tris/HCl pH 7,0	2 ml
	Fructose-1,6-diphosphat	100 mg
	Aldolase	45 units
	(1h bei 37°C inkubieren -> Triose-Phosphat entsteht!)	
Cosubstrat:	NAD (30 mg)	1,25 ml
Färbung:	INT-Lsg.	1,5 ml
	MTT (10 mg)	1,0ml
	PMS (2 mg)	0,2 ml

<u>Hexokinase</u> (HK) — EC 2.7.1.1

Puffer:	0,1 m Tris/HCl pH 7,0	25 ml
Ionen:	0,5 m $MgCl_2$-Lsg.	0,25 ml
	Galactose-Lsg. und/oder	0,75 ml
Substrat:	Glucose-Lsg.	0,75 ml
Cosubstrat:	ATP	18 mg
	NADP (10 mg)	1,0 ml
Koppelenzym:	Glucose-6-PDh	24 units
Färbung:	MTT (5 mg)	0,5 ml
	MLB	0,2 ml

<u>Isocitrat-Dehydrogenase</u> (IDH) — EC 1.1.1.42

Puffer:	0,2 m Tris/HCl pH 8,0	30 ml
Agar		300 mg
Ionen:	0,5 m $MgCl_2$	0,5 ml
Substrat:	DL-Isocitrat	30 mg
	NADP	0,5 ml
Färbung:	MTT	0,25 ml
	PMS	0,25 ml

<u>Leucinaminopeptidase</u> (LAP) — E.C. 3.4.11.1

Äqilibrierungs-puffer:	0,5 m Borat	50 ml
(in Färbeschälchen)	0,6 m $MaCl_2$	0,5ml
Puffer:	0,2 m Tris/Maleat pH 6,5	50 ml
Ionen:	0,5 m $MgCl_2$-Lsg.	1 ml
	4 m NaCl-Lsg.	1 ml
Substrat:	L-Leucyl-naphtylamid (in 2,5ml N,N-dimethyl-formamid lösen	10 mg
Färbung:	Black K, gefiltert (20mg)	0,5 ml
	(in Nachweispuffer Tris/Maleat pH 6,5 geliert [300 mg Agar])	30 ml

<u>Malat-Enzym</u> (ME) — EC 1.1.1.40

Puffer:	0,1 m Tris/HCl pH 7,0	30 ml
Agar		300 mg
Ionen:	0,5 m $MgCl_2$	0,25 ml
Substrat:	MDH-Substrat	2 ml
	NADP	0,5 ml
Färbung:	MTT	0,25 ml
	PMS	0,25 ml

Malat-Dehydrogenase (MDH)		EC 1.1.1.37
Puffer:	0,1 m Tris/HCl pH 7,0	35 ml
Agar		400 mg
Ionen:	0,5 m $MgCl_2$	0,25 ml
Substrat:	MDH-Substrat	3,0 ml
	NAD	0,75 ml
Färbung:	MTT	0,5 ml
	PMS	0,25 ml

Mannosephosphat-Isomerase (MPI)		EC 5.3.1.8
Puffer:	0,1 m Tris/HCl pH 8,0	30 ml
Agar		300 mg
Ionen:	0,1 m Mg_2SO_4	0,75 ml
	4 m NaCl	1 ml
Substrat:	Mannose-6-Phosphat (Ba-Salz)*	25 mg
	NADP	1 ml
	Phosphoglucose-Isomerase	15 units
	Glucose-6-Phosphat-Dehydrogenase	20 units
Färbung:	MTT	0,25 ml
	PMS	0,25 ml
	MLB	0,2 ml

* Alternativ kann auch das besser lösliche, aber sehr teure Na-Salz (10 mg) verwendet werden. In diesem Falle wird das Magnesiumsulfat (dient der Barium-Fällung) durch Magnesiumchlorid (0,5 ml) ersetzt.

Peptidase (PEP-A)		EC 3.4.-.-
Puffer:	0,2 m Tris-HCl pH 8,0	50 ml
Substrat:	glycyl-L-leucine	0,04 g
Enzyme:	snake venom (*Crotalus atrox*)	0,01 g
	Peroxidase	1 Spatelspitze
Färbung:	3-aminoethylcarbazole	1 Tropfen

Phosphoglucomutase (PGM)		EC 2.7.5.1
Puffer:	0,1 m Tris/HCl pH 8,0	25 ml
Agar		300 mg
Ionen:	0,5 m $MgCl_2$	0,25 ml
Substrat:	α-D-Glucose-1-Phosphat	35 mg
	NADP	0,5 ml
Färbung:	Glucose-6-Phosphat-Dehydrogenase	20 units
	PMS	0,25 ml
	MLB	0,2 ml

Phosphoglucose Isomerase (PGI)		EC 5.3.1.9
Puffer:	0,1 m Tris/HCl pH 8,0	50 ml
Ionen:	0,5 m $MgCl_2$-Lsg.	0,5 ml
Substrat:	Fructose-6-phosphat	15 mg
Cosubstrat:	NADP (5 mg)	0,5 ml
Koppelenzym:	G-6-PDh	15 units
	PMS (2,5 mg)	0,25 ml
	MLB	0,2 ml
Färbung:	MTT (5 mg)	0,5 ml

Pyruvat-Kinase (PK)		EC 2.7.1.40
Puffer:	0,25 m Tris/HCl pH 7,5	30 ml
Agar		300 mg
Ionen:	0,1 m $MgSO_4$ (40 mg)	1,5 ml
	3,5 m KCl (40 mg)	0,2 ml
Substrat:	Phosphoenolpyruvat (PEP)	18 mg
	Fructose-1,6-diphosphat	30 mg
Cosubstrate:	ADP	30 mg
	$NADH_2$ (red.)	10 mg
Substrat:	Fructose-1,6-di-Phosphat	30 mg
Koppelenzym:	LDH	55 units
	UV-Aktivität (-> 30 min)	

Triosephosphat Isomerase (TPI)		EC 5.3.1.1
I. Inkubation:		
Puffer:	0,1 m Tris/HCl pH 8,0	50 ml
Substrate:	α-glycerophosphat	1 g
	Na-pyruvat	0,5 g
Cosubstrat:	NAD	1,0 ml
Koppelenzyme:	α-glycerophosphat Dh	150 units
	Lactat Dh	150 units
	(-> 1h inkubieren)	
II. Overlay:		
Puffer:	0,1 m Tris/HCl pH 7,0	30ml
Ionen:	Arsenat-Lsg.	0,5 ml
Koppelenzym:	Glyceraldehyd-3-phosphat Dh	40 Ol
Färbung:	INT (in 2 ml Dimethylformamid)	40 mg
	PMS	0,25 ml

Trenn- und Homogenatpuffer

Aminomorpholin-Citrat (AC) (Clayton & Tretiak, 1972)

Elektrodenpuffer:

Citrat	0,04 m	8,41 g/l
Aminomorpholin	0,14 m	10,30 ml

auf pH 6,4 einstellen!

Gelpuffer:
1 Teil Elektrodenpuffer mit 19 T. Aq. bidest. verdünnen und mit 1.3.-Bisdimethyl(amino)-2-propanol auf pH 7,6 einstellen.

Tris-Borat-EDTA (TBE): Ayala B (Ayala, 1972)

Elektrodenpuffer:

Tris	0,087 m	10,54 g/l
Borat	0,0087 m	0,54 g/l
EDTA	0,001 m	0,30 g/l

auf pH 9,0 einstellen!

Gelpuffer (wie Elektrodenpuffer)

Diskontinuierlicher Tris-Borat-Puffer: (Poulik, 1957, zit. in: Ferguson, 1980)

Elektrodenpuffer:

Borat	0,3 m	18,55 g/l
NaOH	1 N	ca. 77 ml
auf pH 8,5 einstellen!		

Gelpuffer: Tris/Citrat pH 8,6

Tris	0,076 m	9,21 g/l
Citrat	0,0085 m	1,79 g/l

Homogenatpuffer (Nakanishi et al., 1969)

Phenoxyethanol	1,5 %	15 ml/l
Sucrose	0,25 m	85,6 g/l
Phosphatpuffer (0,1 m):		
KH_2PO_4	0,017 m	2,27 g/l
K_2HPO_4	0,083 m	14,51 g/l
auf pH 7,5 einstellen!		

Stammlösungen: Für die Färbungen wurden einige Chemikalien in Lösungen angesetzt, da sich diese schneller und genauer dosieren lassen. Die Abpufferung einiger Säuren verhinderte unerwünschte pH-Wert-Änderungen in den Nachweislösungen. Prinzipiell können aber alle aufgeführten Substanzen auch als Feststoffe verwendet werden. Als Lösungsmittel wurde, wenn nicht anders angegeben, bidestilliertes Wasser verwendet.

1. Ionen

0,5m $MgCl_2$	10,17 g auf 100 ml	102 mg/ml
4,0m NaCl	23,38 g auf 100 ml	234 mg/ml
0,1m $CaCl_2$	1,47 g auf 100 ml	15 mg/ml
0,5m Arsenat-Lsg.		
0,1m $MgSO_4$		
0,1m Mg_2SO_4		

2. Substrate

DL-ß-Hydroxybutyrat	3,38 g auf 50 ml	68 mg/ml
MDH-Substrat (Seitz)	134 mg/ml	
	13,4 g DL-Malat in wenig Aq. bidest. lösen mit ca. 10 g Na_2CO_3 auf pH 7,0 einstellen, mit aq. bidest auf 100 ml auffüllen	
α-Ketoglutarat		40 mg/ml
	2 g α-Ketoglutarat in 0,2 m Tris/HCl pH 7,0 lösen, mit NaOH auf pH 7,0 einstellen, mit 0,2m Tris/HCl pH 7,0 auf 50 ml auffüllen	
Pyridoxal-5'-Phosphat	0,19 g auf 50 ml	3,75 mg/ml
0,038 m NAD	0,50 g auf 20 ml	25 mg/ml
0,013 m NADP	0,20 g auf 20 ml	10 mg/ml
Glucose- und Galactoselsg. (in Tris/ HCl pH 7)		

3. Färbung

0,024 m MTT	0,20 g auf 20 ml	10 mg/ml
0,033 m PMS	0,20 g auf 20 ml	10 mg/ml
0,001 m MLB	5 mg auf 20 ml	0,25 mg/ml
0,266 m FB_{BB}	1,60 g auf 20 ml	80 mg/ml
Pyridoxal-5'-Phosphat		
0,040 m INT	40 mg auf 2 ml N,N Dimethylformamid	20mg/ml
0,048 m Black K	0,80 g auf 20 ml	40 mg/ml

Elektrophoresebedingungen

		AC	Ayala B	Poulik
Gel	Puffer	pH 7,5	pH 9	pH 8,5
		300 ml	320 ml	300 ml
	Stärke	36 g	40 g	40 g
	Gelkonz.	12 %	12,5 %	12,5 %
Elektrophorese	Puffer	pH 6,4	pH 9	pH 9
	Laufzeit	16 h	16 h	16 h
	Spannung	125 V	190 V	150 V
	Strom Vorgabe	80 mA	60 mA	60 mA
	Strom Aufnahme	ca. 12 mA	ca. 12 mA	ca. 12 mA
	Feldstärke	ca. 11 V/cm	ca. 12 V/cm	12 V/cm
	Enzyme	ACON	GPT	ME
		ME	MPI	LAP
		MDH	HBDh	MPI
		IDH	ME	FUM
		GOT	GLUC	
		6-PGDh	GO	
		PGM	AK	
		PGI	HK	
		TPI	AO	
		HK	PK	
		MPI	PEP	
		GA-3PD		

Anschrift des Verfassers:
Dr. Axel Hille, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 162, 53113 Bonn.

In der Serie BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN sind erschienen:

1. Naumann, C. M.: Untersuchungen zur Systematik und Phylogenese der holarktischen Sesiiden (Insecta, Lepidoptera), 1971, 190 S., DM 48,–
2. Zisweiler, V., H. R. Güttinger & H. Bregulla: Monographie der Gattung *Erythtura* Swainson, 1837 (Aves, Passeres, Estrildidae). 1972, 158 S., 2 Tafeln, DM 40,–
3. Eisentraut, M.: Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. Unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverteilung. 1973, 428 S., 5 Tafeln, DM 106,–
4. Herrlinger, E.: Die Wiedereinbürgerung des Uhus *Bubo bubo in* der Bundesrepublik Deutschland. 1973, 151 S., DM 38,–
5. Ulrich, H.: Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. 1974, 60 S., DM 15,–
6. Jost, O.: Zur Ökologie der Wasseramsel *(Cinclus cinclus)* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. 1975, 183 S., DM 46,–
7. Haffer, J.: Avifauna of northwestern Colombia, South America, 1975, 182 S., DM 46,–
8. Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. 1976, 214 S., DM 54,
9. Raths, P., & E. Kulzer: Physiology of hibernation and related lethargic states in mammals and birds. 1976, 93 S., 1 Tafel, DM 23,–
10. Haffer, J.: Secondary contact zones of birds in northern Iran. 1977, 64 S., 1 Falttafel, DM 16,–
11. Guibé, J.: Les batraciens de Madagascar. 1978, 144 S., 82 Tafeln, DM 36,–
12. Thaler, E.: Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen *(Regulus regulus, R. ignicapillus)* und deren ethologische Differenzierung. 1979, 151 S., DM 38,–
13. Homberger, D. G.: Funktionell-morphologische Untersuchungen zur Radiation der Ernährungs- und Trinkmethoden der Papageien (Psittaci). 1980, 192 S., DM 48,–
14. Kullander, S. O.: A taxonomical study of the genus *Apistogramma* Regan, with a revision of Brazilian and Peruvian species (Teleostei: Percoidei: Chichlidae). 1980, 152 S., DM 38,–
15. Scherzinger, W.: Zur Ethologie der Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Habichtskauzes *(Strix uralensis)* mit Vergleichen zum Waldkauz *(Strix aluco)*. 1980, 66 S., DM 17,–
16. Salvador, A.: A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). 1982, 167 S., DM 42,–
17. Marsch, E.: Experimentelle Analyse des Verhaltens von Scarabaeus sacer L. beim Nahrungserwerb. 1982, 79 S., DM 20,–
18. Hutterer, R., & D. C. D. Happold: The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). 1983, 79 S., DM 20,–
19. Rheinwald, G. (Hrsg.): Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. 1984, 239 S., DM 60,–
20. Nilson, G., & C. Andrén: The Mountain Vipers of the Middle East – the Vipera xanthina complex (Reptilia, Viperidae). 1986, 90 S., DM 23,–
21. Kumerloeve, H.: Bibliographie der Säugetiere und Vögel der Türkei. 1986, 132 S., DM 33,–
22. Klaver, C., & W. Böhme: Phylogeny and Classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with Special Reference to Hemipenis Morphology. 1986, 64 S., DM 16,–

23. B u b l i t z, J.: Untersuchungen zur Systematik der rezenten Caenolestidae Trouesart, 1898 – unter Verwendung craniometrischer Methoden. 1987, 96 S., DM 24,–
24. A r r a t i a, G.: Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): Morphology, taxonomy and phylogenetic implications. 1987, 120 S., DM 30,–
25. N i k o l a u s, G. Distribution atlas of Sudan's birds with notes on habitat and status. 1987, 322 S., DM 81,–
26. L ö h r l, H.: Etho-ökologische Untersuchungen an verschiedenen Kleiberarten (Sittidae) – eine vergleichende Zusammenstellung. 1988, 208 S., DM 52,–
27. B ö h m e, W.: Zur Genitalmorphologie der Sauria: Funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. 1988, 175 S., DM 44,–
28. L a n g, M.: Phylogenetic and biogeographic patterns of Basiliscine Iguanians (Reptilia: Squamata: „Iguanidae"). 1989, 172 S., DM 43,–
29. H o i - L e i t n e r, M.: Zur Veränderung der Säugetierfauna des Neusiedlersee-Gebietes im Verlauf der letzten drei Jahrzehnte. 1989, 104 S, DM 26,–
30. B a u e r, A. M.: Phylogenetic systematics and Biogeography of the Carphodactylini (Reptilia: Gekkonidae). 1990, 220 S., DM 55,–
31. F i e d l e r, K.: Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). 1991, 210 S., DM 53,–
32. A r r a t i a, G.: Development and variation of the suspensorium of primitive Catfishes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic relationships. 1992, 148 S., DM 37,–
33. K o t r b a, M.: Das Reproduktionssystem von *Cyrtodiopsis whitei* Curran (Diopsidae, Diptera) unter besonderer Berücksichtigung der inneren weiblichen Geschlechtsorgane. 1993, 115 S., DM 32,–
34. B l a s c h k e - B e r t h o l d, U.: Anatomie und Phylogenie der Bibionomorpha (Insecta, Diptera). 1994, 206 S. DM 52,–
35. H a l l e r m a n n, J. Zur Morpilologie der Ethmoidalregion der Iguania (Squamata) - eine vergleichend-anatomische Untersuchung. 1994, 133 Seiten, DM 33,–
36. A r r a t i a, G., & L. H u a q u i n: Morphology of the lateral line system and of the skin of Diplomystid and certain primitive Loricarioid Catfishes and systematic and ecological considerations. 1995, 110 Seiten, DM 28,–
37. H i l l e, A.: Enzymelektrophoretische Untersuchung zur genetischen Populationsstruktur und geographischen Variation im *Zygaena-transalpina*-Superspezies-Komplex (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae). 1995, 224 Seiten, DM 56,–

Seit Nr. 30 werden die Monographien ausschließlich über die Konvertierung von Diskettentexten hergestellt. Dies ergibt neben einer Kosten- und Zeitersparnis auch eine deutlich geringere Fehlerquote im Endprodukt. Dazu müssen einige Voraussetzungen erfüllt sein: IBM-kompatibel, Betriebssystem MS-DOS, 3.5- oder 5.25-Zoll-Diskette, „endlos" beschrieben, ASCII oder wordperfect. Wer sich für Einzelheiten interessiert, wende sich bitte an den Schriftleiter.

Wegen der Gestaltung der Manuskripte, insbesondere des Literaturverzeichnisses, werden die Autoren auf die letzten erschienenen Monographien verwiesen.

WG: 39